

## **Historic, Archive Document**

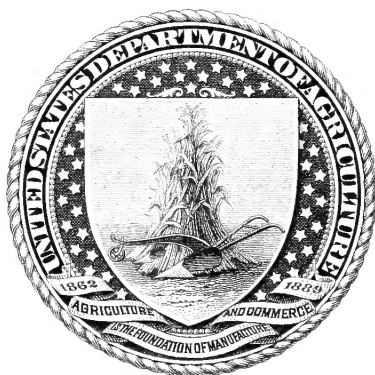
Do not assume content reflects current scientific knowledge, policies, or practices.







UNITED STATES  
DEPARTMENT OF AGRICULTURE  
LIBRARY

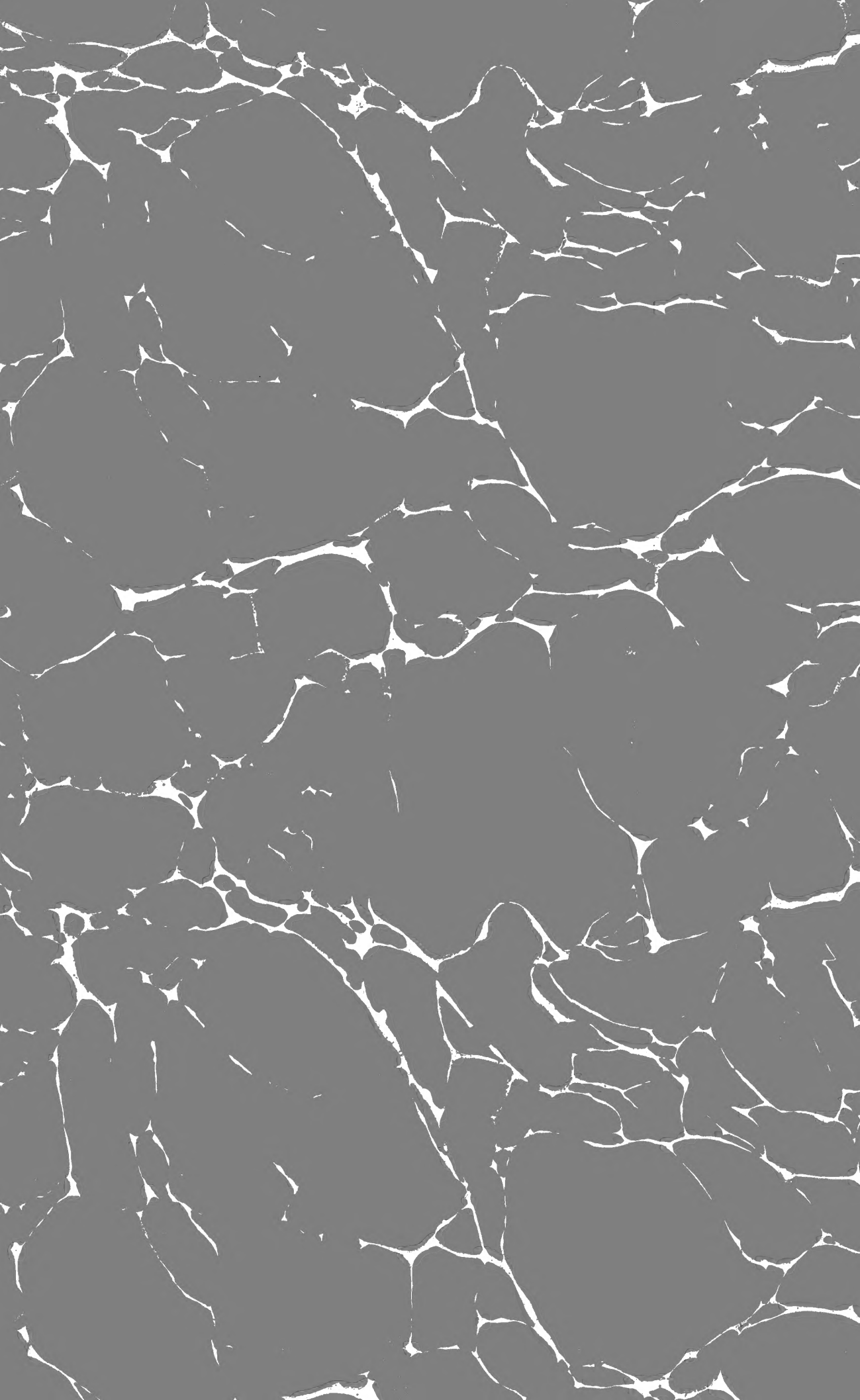


Book number

442.8

G282

v. 6

















Pub

1

75089  
781

84

**GENETICA**

GENETICA

# Genetica

Nederlandsch Tijdschrift voor  
Erfelijkheids- en Afstammingsleer

REDACTIE

DR. J. P. LOTSY

ZESDE DEEL



'S-GRAVENHAGE  
MARTINUS NIJHOFF  
1924

RECEIVED  
JAN 11 1961  
1961

## INHOUD

## VERHANDELINGEN

	Blz.
BIERENS DE HAAN, J. A., Het nieuwste werk van Arnold Pictet op het gebied der causale Genetica . . . . .	383
BREMER, G., The Cytology of the Sugarcane . . . . .	497
DANSER, B. H., Ueber einige Aussaatversuche mit Rumexbastarden (mit 4 Figuren). . . . .	145
DORST, J. C., Knopmutatie bij den aardappel (met een gekleurde plaat en 20 afbeeldingen) . . . . .	1
FRETS, G. P., De beteekenis van het geslacht voor de erfelijkheid van den Hoofdindex. . . . .	526
GAMS, A., Beiträge zur Geschichte der Quercus Sessiliflora Salisbury (mit 5 Figuren). . . . .	464
HAGEDOORN-VORSTHEUVEL LA BRAND, A. C., Soortvorming en eugenetica . . . . .	401
KROON, H. M., Die Erbllichkeit der Trunksucht in der Familie X (mit einem Stammbaum) . . . . .	391
LOTSY, J. P. and KUIPER, K., A preliminary Statement of the Results of Mr. Houwink's Experiments concerning the Origin of some domestic Animals, Part V (with 4 coloured and 6 black plates) . . . . .	221
MOL, W. de, De reductiedeeling bij eenige Triticum-soorten (met 57 figuren) . . . . .	289
PRELL, H., Monomere und polymere Elimination. . . . .	123
SIRKS, M. J., Die gynanthere Form des Goldlacks und ihre Vererbung (mit 9 Figuren) . . . . .	537
WAARDENBURG, P. J., Over het erfelijkheidsmoment bij de aangeboren verplaatsing van de pupil en van de lens . . .	383
WAARDENBURG, P. J., Over een recessieven vorm van aangeboren ophthalmoplegie . . . . .	487

## BOEKBESPREKING

(blz. 283—288, 493—496, 549—561)

- ACH, W. M., Hereditary microphthalmia, door P. J. WAARDENBURG (554).
- AUBINEAU, E., Le syndrome des sclérotiques bleues, door P. J. WAARDENBURG (285).
- BAIS, W. J., en VERHOEFF, A. W., Het verschijnsel der isohaemagglutinatie en de anthropologische beteekenis daarvan, door M. A. VAN HERWERDEN (553).
- BECKER, F., Zwölf Fälle doppelseitiger Degeneration der Macula lutea, door P. J. WAARDENBURG (285). — BLEGRAD, O. und HAXTHAUSEN, H., Blaue Sclerae und Tendenz zu Knochenbruch mit fleckförmiger Hautatrophie und zonulärem Katarakt, door P. J. WAARDENBURG (285). — BOEKE, J., Algemeene Biologie, door H. N. KOOIMAN (493). — BURTON, C., Symmetric macular degeneration in a brother and a sister, door P. J. WAARDENBURG (286).
- CLELAND, R. E., Chromosome arrangements during meiosis in certain *Oenotheras*, door H. N. KOOIMAN (283). — CROUZON et BEHAGUE, Contribution à l'histoire d'une famille, atteinte d'ophtalmoplégie congénitale dans trois générations, door P. J. WAARDENBURG (286).
- DIMITRY, F. J., Hereditary ptosis, door P. J. WAARDENBURG (554).
- DRUAULT-TOUFESCO, Notes sur la myopie, door P. J. WAARDENBURG (286).
- ENGELKING, E., Ueber familiäre Polycythaemie und die dabei beobachteten Augenveränderungen, door P. J. WAARDENBURG (554).
- FRIEDE, R., Zur Klinik der Megalocornea, door P. J. WAARDENBURG (555).
- GREEFF, R., Flocculi am Pigmentsaum der Iris, door P. J. WAARDENBURG (556).
- HOWE, [Bibliographie over erfelijke ooganomalieën] door P. J. WAARDENBURG (556).
- ILTIS, H., Gregor Johann Mendel, Leben, Werk und Wirkung, door H. N. KOOIMAN (494).
- KAMMERER, P., The Inheritance of acquired Characteristics, door H. N. KOOIMAN (549). — KEYS, M. J., Le gliome de la rétine, door P. J. WAARDENBURG (557).
- LAGRANGE, H., De l'atrophie optique héréditaire: maladie de Leber, door P. J. WAARDENBURG (557). — LONDON, D. M. van, Familiaire spierdefecten (agenesie) in het gebied der nervi radiales, door P. J. WAARDENBURG (558).
- MOHR, Einseitiger retinitis pigmentosa, door P. J. WAARDENBURG (558).
- RUMBAUR, Ueber sternförmige Reste der Pupillarmembran auf der vorderen Linsenkapsel, door P. J. WAARDENBURG (558).
- STRAAT, H. L., Blauwe sclerae, fragilitas ossium en otosclerose, door P. J. WAARDENBURG (559).
- USHER, C. H., A pedigree of microphthalmia with myopia and corectopia, door P. J. WAARDENBURG (559).
- VAN DER BILT WÜRDEMANN, H., Hereditary reversion pigmentation of the eyelids with heterochromia of the iris, door P. J. WAARDENBURG (556). — VOGT, A., Ueber geschlechtsgebundene Vererbung von Augenleiden, door P. J. WAARDENBURG (559).

- DENBURG (559). — VOGT, A., Ueber die pathologisch veränderte Iris, door P. J. WAARDENBURG (560). — VOSSIUS, Ueber die Bestsche familiäre Makuladegeneration, door P. J. WAARDENBURG (561).
- WEILDER, W. B., Concerning congenital coloboma of the lens, door P. J. WAARDENBURG (561). — WESSELY, K., Beiträge zu den Wackstumsbeziehungen zwischen dem Augapfel und seinen Nachbarorganen, door P. J. WAARDENBURG (561).
-





442  
C 222  
DEEL VI. AFL. 1

JAN.—FEBR. 1924

# Genetica

LIBRARY  
RECEIVED

JUL 29 1924

U. S. Department of Agriculture

Nederlandsch Tijdschrift voor  
Erfelijkheids- en Afstammingsleer

ONDER REDACTIE VAN

DR. J. P. LOTSY



'S-GRAVENHAGE  
MARTINUS NIJHOFF  
1924

## INHOUD

KNOPMUTATIE BIJ DEN AARDAPPEL, door J. C. DORST. (met een gekleurde plaat en 20 afbeeldingen) Inhoud zie blz.	Blz.
122 . . . . .	1
— — — Resumé: Bud-mutation in the potato and its agricultural significance . . . . .	114
MONOMERE UND POLYMERE ELIMINATION von H. PRELL. . . . .	123

---

### 88. VERSAMMLUNG DER GESELLSCHAFT DEUTSCHER NATURFORSCHER UND AERZTE IN INNSBRUCK VOM 21.—26. SEPTEMBER 1924

Entsprechend dem Beschluss auf der vorjährigen Jahresversammlung in München wird die Deutsche Gesellschaft für Vererbungswissenschaft 1924 keine eigene Versammlung abhalten, jedoch wird entsprechend dem Vorschlag der Gesellschaft auf der diesjährigen Naturforscherversammlung in Innsbruck eine besondere Abteilung für Vererbungswissenschaft geschaffen. Einführender dieser Abteilung ist Professor Dr. A. SPERLICH, Innsbruck, Botanisches Institut, bei dem für die Abteilung bestimmte Vorträge bis spätestens 15. Juni anzumelden sind.

Als Hauptvortrag ist angekündigt:

E. BAUR, Die Bedeutung der Mutationen besonders der Kleinmutationen für die Evolution.

---

## BERICHT

Dorénavant „Genetica” publiera les *articles originaux* en Allemand, Anglais, Français ou Hollandais, selon le choix des auteurs.

In future *original articles* for „Genetica” can be written in Dutch, English, French or German according to the preference of the authors.

Künftighin können, nach Wahl der Autoren, *Originalmitteilungen* in „Genetica” Deutsch, Englisch, Französisch oder Holländisch abgefasst werden.

# KNOPMUTATIE BIJ DEN AARDAPPEL

door

J. C. DORST

(met een gekleurde plaat en 20 afbeeldingen)

## INLEIDING

De vraag of plantenrassen onveranderd blijven voortbestaan, wanneer zij langs vegetatieve weg worden voortgeplant, heeft reeds lang de aandacht bezig gehouden van kweekers, botanici en phytopathologen. Vele verhandelingen zijn hierover verschenen en nog thans bestaat voor dit vraagstuk zoowel van de zijde der wetenschap als van de praktijk groote belangstelling. Wanneer men kennis neemt van de verschillende beschouwingen, blijkt, dat hierin twee hoofdgedachten naar voren komen. De eene betreft de vraag of geleidelijke veranderingen plaats vinden, de andere of plotselinge veranderingen kunnen optreden. Bij het eerste punt wil ik hier vooraf even stilstaan, waarbij ik mij korthedshalve zal beperken tot den aardappel.

### § 1. *Ondergaan variëteiten bij vegetatieve voortplanting een geleidelijke verandering?*

Het is reeds een oude en algemeen verbreide meening, dat alle variëteiten na korter of langer tijd gedoemd zouden zijn te verdwijnen. Dit verschijnsel werd aangeduid met verschillende termen, waarvan „veröüdering” wel een der meest gebruikelijke was. Men heeft dus blijkbaar verband gezocht tusschen den leeftijd en de waarde voor de cultuur en wel in dezen zin, dat met het toenemen van den leeftijd het productien en het weerstandsvermogen tegen ongunstige invloeden of ziekten zouden afnemen. Reeds in 1786 werd door PARMENTIER verkondigd,

dat de herhaalde vegetatieve reproductie moest leiden tot verzwakking.

Dat de meening van PARMENTIER niet algemeen werd gedeeld, blijkt wel uit de verklaring, die door KNIGHT (1818) werd gegeven. KNIGHT ging uit van de gedachte, dat elk individu het vermogen heeft een bepaalden leeftijd te bereiken. Alle planten, die langs vegetatieven weg zijn verkregen, stammen oorspronkelijk af van één exemplaar; ze zijn alle deelen van één individu en dit individu kan een bepaalden leeftijd niet overschrijden. Voor den aardappel werd deze gedachte verder uitgewerkt door AITKEN (1837). Deze was van meening, dat aardappelen in de jeugd (dus kort nadat ze uit zaad zijn gewonnen) een groote levenskracht bezitten en sappige, onsmakelijke knollen leveren; later worden de knollen droger en beter voor de consumptie. In een verder stadium geven de planten door verzwakte groeikracht geen zaden meer, en komen de sappen de knollen ten goede, die bovendien vroeger rijp worden. Nog later blijft ook de bloei achterwege, wat door AITKEN wordt beschouwd als het eerste teeken van ouderdomszwakte. Een verder gevolg van toenemenden ouderdom is de kroesheid der planten. De opvatting van AITKEN vindt men in de literatuur telkens weer terug <sup>1)</sup>. Ook in de praktijk is deze nog vrij algemeen, waarbij dan vooral wordt gewezen op de verminderde groeikracht, vroegere rijping en de lagere opbrengsten.

Bij de hier vermelde voorstelling wordt dus aangenomen, dat een variëteit bij ongeslachtelijke voortplanting geleidelijk verandert. De plant zelf is hier het middelpunt van de beschouwingen. Aan invloeden van buiten af wordt slechts geringe aandacht geschonken en de veelvuldig geconstateerde „kroesheid” wordt beschouwd als een gevolg van den ouderdom.

De tegenwoordige opvatting gaat uit van een tegenovergesteld standpunt. Door de onderzoekingen der laatste jaren is duidelijk gebleken, dat bepaalde ziekten de oorzaak zijn van optredende „kroesheid” in de planten. Deze ziekten gaan over met de knollen, terwijl ze zich tevens kunnen verspreiden van zieke planten naar gezonde. Hoe langer nu een aardappelvariëteit wordt verbouwd, des te meer zullen de ziekten zich uitbreiden, met gevolg, dat zoo'n variëteit op den duur waar-

---

<sup>1)</sup> De meeningen van PARMENTIER, KNIGHT en AITKEN zijn ontleend aan EHRENBURG (23) en SALAMAN (55).

deloos wordt. De ongeslachtelijke voortplanting speelt hierbij een zeer groote, zij het dan ook indirecte, rol; QUANJER (50, 51) vond slechts geringen overgang, wanneer zieke planten door zaad werden voortgeplant. De oorzaak van de „veroudering” moet dus worden gezocht in verschillende ziekten en niet in een verandering van de variëteit. SALAMAN (55) gaat zelfs zoo ver, dat hij zegt: „Immunity to mosaic is the key to immortality -- for the potato”. CHITTENDEN (13) komt op grond van onderzoekingen bij den aardappel tot de meer algemeene conclusie: „It is improbable that old age as we understand it in human beings, occur in a variety of plant propagated vegetatively.”

Door PETHYBRIDGE (48) is gewezen op het feit, dat bepaalde variëteiten tegenwoordig in sterker mate door *Phytophthora infestans* worden aangetast dan vroeger. OORTWIJN BOTJES (45) uitte dezelfde meening voor *mozaïekziekte* en *bladrolziekte*. De oorzaak hiervan is niet bekend. OORTWIJN BOTJES wijst op twee mogelijkheden en wel een soort seniele aftakeling en een verandering van den ziekteverwekker. Voor een seniele aftakeling zijn echter geen aanwijzingen te vinden.

Wanneer we trachten een antwoord te vinden op de vraag of bij vegetatieve voortplanting de exemplaren van een bepaalde variëteit geleidelijk veranderen, kan worden opgemerkt, dat een dergelijke verandering nooit is aangetoond.

## § 2. *Treden bij vegetatieve voortplanting ook plotselinge veranderingen op?*

Wanneer een plant langs vegetatieven weg wordt voortgeplant, zien we een groote gelijkenis tusschen het oude en nieuwe exemplaar. Afgezien van verschillen, die een gevolg zijn van uiteenlopende omstandigheden van ontwikkeling, geldt als algemeene regel, dat alle exemplaren, die oorspronkelijk van één plant zijn verkregen, volkomen aan elkaar gelijk zijn. De kweeker maakt hiervan gebruik om bepaalde variëteiten door het uitplanten van knollen, stekken of door oculeeren, copuleeren, enz. te vermeerderen.

Toch is ook deze regel niet zonder uitzondering. In de literatuur worden verschillende gevallen genoemd, dat bij vegetatieve voortplanting

plotseling exemplaren te voorschijn kwamen met geheel andere eigenschappen. In de oudere literatuur zijn het vooral de werken van CARRIÈRE (12, 1865), DARWIN (18, 1868 en 1888) en CRAMER (15 en 16, 1905 en 1907), waarin een groot aantal van deze gevallen worden vermeld. Het verschijnsel werd aangeduid met den term „accident” („dichroïsme” et „dimorphisme”), „sport” of „knopvariatie”.

CARRIÈRE zegt: „...ces *accidents* ou ces faits exceptionnels, qui tout à coup et sans cause apparente se montrent sur un végétal quelconque et qu'en suite on perpétue à l'aide soit du bouturage, soit du greffage”. DARWIN begint hoofdstuk XI van zijn bekende werk *Animals and plants under domestication* aldus: „This chapter will be chiefly devoted to a subject in many respects important, namely, budvariation. By this term I include all those sudden changes in structure or appearance which occasionally occur in full-grown plants in their flower-buds or leaf-buds”.

DARWIN (18) bepaalde zich niet alleen tot het vermelden van een aantal gevallen, doch trachtte tevens verband te leggen tusschen de verschijnselen, die zich voordoen bij knopvariatie en die, welke optreden bij geslachtelijke voortplanting. Zoo luiden de eerste twee van een vijftal wetten:

„Firstly, a tendency in every character, new and old, to be transmitted by seminal and bud generation, though often counteracted by various known and unknown causes.”

„Secondly, reversion or atavism, which depends on transmission and development being distinct powers: it acts in various degrees and manners through both seminal and bud generation.”

Hoewel deze wetten ons thans „verouderd” voorkomen, mag het feit, dat een autoriteit als DARWIN de geslachtelijke en ongeslachtelijke voortplanting hier op één lijn stelt, niet stilzwijgend worden voorbijgegaan.

De wetenschap heeft tegenover de knopvariatie vaak een afwachende houding aangenomen. Dit is zeer begrijpelijk, wanneer men bedenkt, dat de aanduidingen over het ontstaan ervan dikwijls zeer vaag zijn; vele gevallen werden medegedeeld door kweekers, die zich bezig hielden met het winnen van nieuwe variëteiten uit zaad, zoodat de kans op vermenging zeer groot moet worden geacht. Dikwijls werden modificaties of ziekteverschijnselen aangezien voor knopvariatie, terwijl verder in de gevallen, waarin met zekerheid mag

worden aangenomen, dat knopvariatie voorkwam, het optreden zoo grillig was, dat geen enkele aanleidende oorzaak kon worden gevonden.

Hierbij komt nog, dat juist op het gebied der geslachtelijke voortplanting schitterende ontdekkingen werden gedaan. De weer ontdekte wetten van MENDEL, de „petites espèces” van JORDAN, de „Reine Linien” en „Populationen” van JOHANNSEN, gaven een eenvoudige oplossing voor vele vraagstukken en wezen tevens den weg voor de veredeling van cultuurgewassen. Op grond van cytologisch onderzoek kwam men tot de aanname, dat de chromosomen de dragers zouden zijn van den aanleg der erfelijke eigenschappen en door WEISSMANN (71) werd een hypothese opgesteld, die vrijwel overeenstemde met den grondslag van de wetten van MENDEL. De belangrijke overeenkomst van beide is wel, dat de geslachtscellen van één individu verschillend kunnen zijn, wat betreft hun vermogen om bepaalde eigenschappen over te brengen. Door de reductiedeeling werd dit zeer aannemelijk gemaakt. Aangezien de reductiedeeling alleen werd geconstateerd bij de vorming van geslachtscellen, zou dit tevens tengevolge hebben, dat bij ongeslachtelijke voortplanting alle exemplaren gelijk moeten zijn. De aanvankelijke resultaten van JENNINGS, verkregen met *Paramaecium*, wezen ook geheel in deze richting.

Zoo scheen het dus wel, dat de ongeslachtelijke voortplanting voor het erfelijkheidsonderzoek van geen of slechts geringe beteekenis was. Tevens zou dit in zich sluiten, dat de ongeslachtelijke voortplanting van geen of slechts gering belang zou zijn, voor het winnen van nieuwe vormen van bepaalde plantensoorten. En als gevolg hiervan zien wij zoowel in de kringen der wetenschappelijke onderzoekers als van de kweekers, een buitengewone belangstelling voor de verschijnselen, die zich voordoen bij de geslachtelijke voortplanting, terwijl slechts weinig aandacht wordt geschonken aan de ongeslachtelijke.

Den laatsten tijd evenwel valt er een kentering waar te nemen. Het zijn vooral Amerikaansche onderzoekers geweest, die hebben gewezen op het plotselinge optreden van nieuwe vormen bij ongeslachtelijke voortplanting en op de groote economische beteekenis, welke sommige van deze vormen hebben verkregen. Het verschijnsel werd aangeduid met verschillende termen, o. a. *knopmutatie*, *somatische mutatie* en *vegetatieve mutatie*.

Het is hier niet de plaats lang stil te staan bij den inhoud van ver-

schillende van deze publicaties. De strekking ervan wordt zeer goed weergegeven door de volgende woorden van SHAMEL (58). „The overshadowing interest amongst scientist in the study of the phenomenon of sexual variations in plants in the past century, has resulted in the partial neglect of the equally interesting and important field of the investigation of bud mutations and the characteristics of plants originating from them.” Bij het lezen van deze woorden wordt men getroffen door een zekere overeenkomst met hetgeen reeds in 1868 door DARWIN werd gezegd.

Resumeerende kan worden opgemerkt, dat tegenwoordig het voorkomen van knopmutatie algemeen wordt aangenomen. Dat de twijfel aangaande knopmutatie reeds van ouden datum is, blijkt wel uit de woorden van CARRIÈRE (12), wanneer hij aan het slot van een pleidooi voor de „accidents” zegt: „Ces faits, nombreux, sont aujourd’hui hors de doute.”

---



## EERSTE HOOFDSTUK

### DE AARDAPPEL ALS MATERIAAL VOOR ONDERZOEK

Er zijn tal van voorbeelden bekend, dat in een bepaalde aardappelvariëteit plotseling planten werden opgemerkt met andere eigenschappen, die op het eerste gezicht deden denken aan knopmutanten, welke opvatting echter bij nader onderzoek den toets der kritiek niet kon doorstaan. Teneinde herhaling te voorkomen en tevens om aan te geven aan welke eischen een goed opgezet experiment dient te voldoen, is het gewenscht vooraf eenige bijzonderheden van de aardappelplant mede te deelen.

#### § 1. *Genotypische samenstelling*

Van den aardappel kent men een groot aantal variëteiten. Zoo werd in 1852 door UILKENS (65) medegedeeld, dat J. P. v. Rossum te Naarden „niet minder dan 400 soorten had te velde staan”. Voor Duitschland werden in 1911 door GISEVIUS ruim 1000 variëteiten vermeld <sup>1)</sup>. Ook in andere landen wordt een verwarrend groot aantal aangetroffen. Voor een aardappelkenner zijn deze variëteiten in de meeste gevallen wel te herkennen. Men behoeft slechts een kijkje te nemen bij kweekers van nieuwe variëteiten om zich te kunnen overtuigen van het groote aantal kenmerken, waarin deze zich van elkaar onderscheiden. Niet alleen de zaailingen van verschillende kruisingen, doch ook de nakomelingen van dezelfde ouderplant(en) vertoonen naast punten van overeenkomst groote verschillen; onder aardappelkweekers heerscht algemeen de opvatting, dat nooit twee gelijke zaailingen worden gevonden. Voor zoover bekend, zijn alle in cultuur zijnde variëteiten in sterke mate heterozygoot. Van de genotypische samenstelling van deze variëteiten is

---

<sup>1)</sup> Ontleend aan SNELL (61).

niets of bitter weinig bekend. Ook omtrent het gedrag van een bepaald kenmerk bij geslachtelijke voortplanting is onze kennis zeer gering; de gegevens, die men in de literatuur aantreft, dient men met de noodige voorzichtigheid te aanvaarden, omdat verschillende genetici, wanneer ze hetzelfde kenmerk onderzochten, vaak zeer tegenstrijdige uitkomsten hebben verkregen. Zoo vermeldt EAST (22), dat gekleurde schil domineert over ongekleurde schil; STUART (62) echter komt tot tegenovergestelde uitkomsten. SALAMAN (54) neemt aan, dat paars domineert over rood, en rood over wit. Rood is afhankelijk van twee factoren, R en D. Komt hierbij nog een derde factor (P), dan wordt de kleur paars. Hoe dan echter uit een variëteit met roode knollen bij zelfbevruchting zaailingen met paarse knollen kunnen ontstaan (zie blz. 86), is zonder meer niet duidelijk. EAST (22) vond, „normale” ligging der oogen (op een andere plaats spreekt hij van „shallow eyes”) dominant over diepooigheid; SALAMAN (54) vermeldt het omgekeerde.

Zoowel voor den kweeker als voor den geneticus biedt de aardappel groote moeilijkheden. Sommige variëteiten vormen geen bloemen of laten deze kort vóór of in 't begin van den bloei vallen. Andere vormen wel bloemen, doch geven geen bessen, doordat het stuifmeel voor een grooter of kleiner deel niet kiemkrachtig is (zie EAST 21). Een klein gedeelte levert fertiele bloemen.

Een andere moeilijkheid is, dat het meerendeel der zaailingen reeds na weinige jaren wordt aangetast door een der vele aardappelziekten, waardoor een goede beoordeeling van verschillende eigenschappen onmogelijk is geworden.

Vóór 1850 schijnt men uitsluitend zaad genomen te hebben van bessen, die langs natuurlijke weg waren gevormd. Aangezien de aardappel een strenge zelfbevruchter is, kan dus worden aangenomen, dat de oude variëteiten grootendeels, zoo niet alle, autogaam zijn ontstaan. Voor Amerika wordt vermeld, dat PRINGLE (zie STUART 62), de eerste was, die in 1870 kruiste. Evenwel schijnt men daar ook na dien tijd nog veelvuldig zaad van natuurlijke bessen te hebben genomen. Onder kweekers heerscht tegenwoordig vrij algemeen de opvatting, dat kruisbevruchting krachtiger nakomelingen geeft dan zelfbevruchting en al onze variëteiten, die in de grootcultuur voorkomen, zijn door kruisbevruchting ontstaan. Ik acht het daarom zeer waarschijnlijk, dat de tegenwoordige Nederlandsche variëteiten in sterker mate polyhybride zijn dan de oudere variëteiten en dan de meeste Amerikaansche. Jaar-

lijks wordt door den kweeker een groot aantal zaailingen gekweekt en wanneer hij na eenige jaren van een duizend-tal zaailingen er nog enkele over heeft gehouden, welke voor proefneming in de praktijk in aanmerking komen, kan hij tevreden zijn.

## § 2. *Groote modificeerbaarheid*

De aardappel reageert in sterke mate op de uitwendige omstandigheden. De verschillen tusschen planten van denzelfden aanleg worden soms zóó groot, dat de indruk wordt gewekt, dat twee of meer variëteiten in 't spel zijn. Het groote verschil tusschen aardappelkiemen, die in donker groeien en die, welke in 't licht worden gevormd, is voldoende bekend. De verbouwers, die aardappelen „voorkiemen”, weten verder, dat de voorafgaande bewaring en kleine verschillen in vochtigheid, temperatuur en licht van grooten invloed zijn op den groei van de kiem. Verwonding van den knol en aantasting door *Phytophthora infestans* (en mogelijk ook andere ziekten) bespoedigen het uitloopen. Verwonding van de kiem heeft tengevolge, dat deze gaat vertakken en dat oogen, die anders blijven rusten, gaan uitloopen.

De loofontwikkeling is in sterke mate afhankelijk van de stikstofbemesting en watertoevoer. Zand- en veengronden geven een sterker loofontwikkeling dan kleigrond. Land, dat in 't voorjaar is bewerkt meer loof dan land, dat in 't najaar is bewerkt. Laat gepote aardappelen vormen meer loof, dan vroeg gepote. Groote pootaardappelen geven meer stengels dan kleine, waardoor de geheele plant een ander aanzien krijgt.

Het aantal bloemen per plant van dezelfde variëteit schommelt in sterke mate, al naar het jaar, poottijd, grondsoort en bemesting. Sommige variëteiten vormen het ééne jaar wel vruchten, het andere niet of in geringe mate.

De grootte van den knol neemt toe met de grootte van de opbrengst en verder met de standruimte per plant. Bij vermeerdering van het aantal stengels der plant neemt het aantal knollen toe, de grootte neemt af. Op zandgronden is de „zetting” talrijker dan op kleigronden. Ook de knolvorm van sommige variëteiten is aan sterke schommelingen onderhevig. Bij gekleurde (anthocyaan bevattende) knollen ziet men, dat de kleur lichter wordt, naarmate de knollen dieper in den bodem voorkomen. De samenstelling vertoont groote schommelingen; zetmeelge-

halte en smaak lopen zeer uiteen. Zeer leerzaam materiaal geven de proeven van EAST (22); enkele gegevens mogen hier volgen. EAST nam een aantal knollen, die vooraf werden onderzocht. Deze werden gesneden in 4 stukken, A, B, C en D, die onder gelijke omstandigheden werden uitgepoot. Hij verkreeg aldus 4 planten; van elke plant werden drie knollen onderzocht. Eén der uitkomsten was aldus:

		Gewicht knol in Gr.	Droge stof in %.	Eiwitachtige stoffen in %.	Eiwitachtige stoffen v. d. droge stof.
	Moederknol	118	17,98	2,37	13,18
Plant A.	Knol 1	37	18,4	3,69	20,05
	„ 2	21	18,8	4,41	21,86
	„ 3	17	21,3	2,52	11,83
Plant B.	te klein				
Plant C.	Knol 1	90	16,6	3,29	19,82
	„ 2	59	17,9	3,00	16,76
	„ 3	41	16,4	2,27	13,84
Plant D.	Knol 1	116	17,9	2,26	12,62
	„ 2	39	22,1	3,19	14,43
	„ 3	33	19,9	1,97	9,90

### § 3. Ziekten, die met pootgoed overgaan

Reeds in de inleiding had ik gelegenheid er op te wijzen, dat de aardappelplant kan worden aangetast door enkele ziekten, die een sterken achteruitgang in opbrengst ten gevolge hebben en die tot een algeheele „veroudering” kunnen leiden. Met name kunnen hier worden genoemd de *bladrolziekte*, de *krinkel* en verschillende soorten van *mozaïekziekte*.

Het merkwaardige van de bovengenoemde ziekten is geweest, dat men ze aanvankelijk niet als ziekten heeft beschouwd. Terwijl men bij verschillende andere plantenziekten duidelijke beschadigingen kan waarnemen van bepaalde organen en verder den ziekteverwekker macroscopisch of microscopisch gemakkelijk kan nagaan in zijn ontwikkeling, is dit met bovengenoemde ziekten niet het geval; de plant wordt zoodanig aangetast, dat de geheele habitus verandert. Ze doen zich dus in hun verschijnselen op gelijksoortige wijze voor als bepaalde eigenaar-

digheden in vorm en kleur van het blad van sommige variëteiten. De overeenkomst hiermede wordt nog vergroot, doordat de verschijnselen met de knollen overgaan op de hieruit voortkomende planten. Een bepaalde ziekteoorzaak kon nooit worden aangetoond. Het eenige wat algemeen werd waargenomen was, dat deze verschijnselen talrijker naar voren kwamen naarmate de variëteiten langer in cultuur waren. Het gevolg hiervan is geweest, dat ze met den naam van „verouderingsverschijnselen” of „degeneratieverschijnselen” werden aangeduid.

Door de onderzoekingen van QUANJER (50, 51), OORTWIJN BOTJES (43, 44, 45) en anderen is aangetoond, dat deze verschijnselen op meerdere wijzen op gezonde planten kunnen worden overgebracht. Door QUANJER (49) werd in 1916 voorgesteld deze ziekten aan te duiden als *pseudohereditair*, dus schijnerfelijk. Door proefnemingen is verder aangetoond, dat bij besmetting de ziekteverschijnselen vaak pas het volgend jaar te voorschijn komen. De kans op besmetting van gezonde planten wordt groter naarmate meer zieke planten aanwezig zijn en de afstand tot deze geringer is. Hoewel niet nauwkeurig bekend is op welke wijze de uitwendige omstandigheden bijdragen tot een meer of minder vlugge verbreiding, is wel bewezen, dat de groeiplaats in dit opzicht een groote rol speelt.

Een vierde ziekte, die met bovenstaande in gedrag veel overeenkomst vertoont, is het „Aucuba-bont”. Ze brengt geen „kroesheid” van de plant teweeg en doet weinigschade aan de ontwikkeling en de opbrengst. Knollen van aangetaste planten geven weer zieke planten, terwijl bij enting van zieke stengels op gezonde overgang kon worden vastgesteld.

SCHULTZ en FOLSOM (59) maken melding van de *Spindling-tuber disease*, tengevolge waarvan knolvorm en ligging der oogen veranderen.

Van geheel anderen aard is de aantasting door *Hypochnus Solanum* Prill. et Delacr. ook wel genoemd *Rhizoctonia solani*. Deze veel voorkomende zwam staat a. h. w. op de grens van saprofiet en parasiet, en wordt al naar de uitwendige omstandigheden meer of minder schadelijk. De ziekteverschijnselen zijn dan ook zeer uiteenlopend en we vinden hier alle mogelijke overgangen tusschen gezond uitziende planten en planten met de ergste aantastingen. Aangetaste planten geven vaak knollen van onregelmatigen vorm. Verder komen vaak bovengrondsche knollen voor en een groot aantal poters. De ziekteverwekker wordt o. a. door middel van sclerotiën, die op den knol voorkomen, overgebracht op een volgend gewas.

Verschillende andere ziekten, die de aardappelplant teisteren, kunnen hier stilzwijgend worden voorbijgegaan. De hierboven genoemde zijn voor het vraagstuk der knopmutatie bij de aardappel in zooverre van belang, dat hare gevolgen niet altijd als ziekteverschijnselen zijn herkend, doch werden beschouwd als plotseling optredende eigenschappen.

§ 4. *Vermengingen, modificaties en ziekten, die abusievelijk voor knopmutaties kunnen worden gehouden*

Hoewel de kweker van nieuwe aardappelvariëteiten er naar streeft de knollen der verschillende zaailingen afzonderlijk te oogsten en te bewaren, is de kans op vermenging niet buitengesloten. In de eerste plaats komen er steeds zaailingen voor met zeer lange uitloopers, waardoor bij de gebruikelijke wijze van uitpoten knollen terecht kunnen komen bij een naburige zaailing. Ook kan het gebeuren, dat bij het verspenen een aardappelzaadje, dat nog niet ontkiemd is of nog geen plant heeft gegeven, aanwezig is in de kluit, die bij 't verspenen aan het plantje hecht. Wanneer dit zaadje later een plant voortbrengt, wordt deze gemakkelijk over het hoofd gezien. Zoodoende komen knollen van twee zaailingen bij elkaar. De vermenging wordt meestal het volgende jaar zeer spoedig opgemerkt, omdat de verschillende zaailingen zeer uiteenloopen. Zou de vermenging de eerste jaren aan de aandacht ontsnappen, dan zal ze meestal worden opgemerkt bij den verbouw in't groot, omdat de kans, dat een bruikbare variëteit wordt gevonden, voor de groot-cultuur zeer gering is. Wanneer men bedenkt, dat de Amerikaansche kweker GOODRICH (zie STUART (63)) in 15 jaar  $\pm$  12.000 zaailingen kweekte, waarvan ongeveer een vijftal als variëteit een ruimere verbreiding hebben verkregen, wanneer men ziet, dat door den Nederlandschen kweker VEENHUYZEN <sup>1)</sup> te Sappemeer naar schatting ongeveer hetzelfde aantal zaailingen is gewonnen, terwijl ongeveer een tiental op groote schaal zijn verbouwd, dan volgt hieruit, dat de kans op vermenging van twee bruikbare variëteiten al zeer gering is.

Behalve het eerste jaar bestaat er bij den kweker ook in latere jaren gevaar voor vermenging; door opslag, bij 't poten, oogsten of bewaren, verdwalen knollen van de eene variëteit gemakkelijk bij die van een

<sup>1)</sup> mondelinge mededeeling.

andere. Op de boerderij wordt de kans op vermenging veel geringer, aangezien hier slechts enkele variëteiten worden verbouwd, die men bovendien ook geheel kent. Bij variëteiten, die rijkelijk bessen geven, is het denkbaar, dat zaden op een goede diepte terecht komen in den grond. Deze zouden het volgend jaar planten geven, waarvan enkele, niettegenstaande grondbewerking, schoffelen, overgroeien door andere cultuurgewassen, strenge winters, nachtvorsten, enz., zich eenige jaren kunnen handhaven en aldus geraken bij de knollen van een volgend aardappelgewas. De kans op een dergelijke vermenging, zelfs bij variëteiten, die veel bessen vormen, moet echter uiterst klein worden geacht.

Er zijn verscheidene voorbeelden bekend, die wijzen op een vermenging. De eerste jaren, nadat de thans algemeen bekende *Eigenheimer* werd verbouwd, kwamen hierin veelvuldig „roodbloeiers” voor, die er uit werden verwijderd en thans niet meer worden aangetroffen. Ik acht het zeer waarschijnlijk, dat dit een gevolg was van vermenging, die bij den kweeker had plaats gevonden.

Door SNELL (61) wordt in een hoofdstuk, dat handelt over afwijkingen in bloemkleur en waarbij veel aandacht wordt geschonken aan de knopmutanten, medegedeeld, dat bij de variëteit *Silesia* planten voorkomen met blauwviolette bloemen en zuiver groenen stengel, terwijl andere planten lichtroode bloemen bezitten met stengels, die roodbruin zijn aangelopen; beide komen in ongeveer even grootte aantallen voor. Op grond van zijn onderzoekingen komt SNELL tot de conclusie, dat hier knopmutatie niet waarschijnlijk is, doch dat de kweeker van twee zaailingen is uitgegaan. In Zuid-Holland is de laatste jaren een „knopmutant van de *Eigenheimer*” voor de keuringen aangeboden, welke bij nader onderzoek niets anders bleek te zijn, dan de *King Edward*, een Engelsche variëteit, die in Friesland op kleine schaal is verbouwd geworden.

Het is onder landbouwers reeds een oude meening, dat „verandering van grond” of „verandering van streek” een gunstigen invloed zou uitoefenen op de „levenskracht” van de aardappelplant. Afgezien nu van de vraag, in hoeverre de verandering als zoodanig van beteekenis moet worden geacht, heeft deze meening tengevolge, dat door vele verbouwers pootgoed wordt betrokken van andere bedrijven. Het merkwaardige doet zich hierbij voor, dat men niet alleen let op de variëteit en het voorkomen van ziekten, doch tevens op het „ras” of den „stam”. Men neemt dus stilzwijgend aan, dat tusschen gezondé planten van verbou-

wer A en tusschen gezonde planten van verbouwer B, ook al behooren deze tot dezelfde variëteit, verschillen bestaan, die overgaan met het pootgoed. Menigmaal heb ik dan ook van verbouwers de meening gehoord, dat aardappelen van elders betrokken hen niet voldeden, aangezien ze „te veel stengels” hadden, „te plat bleven” of „te veel poters” gaven. Hoewel zulks niet in alle gevallen mogelijk was, kon toch herhaalde malen worden aangetoond, dat hier modificaties in 't spel waren. Men had dan b.v. groote pootaardappelen gekocht of poters, die reeds waren uitgelopen; in het laatste geval worden de kiemen gemakkelijk beschadigd. Zooals reeds werd medegedeeld leveren groote aardappelen of beschadigde kiemen gewoonlijk een grooter aantal stengels, die dan dunner en zwakker blijven, terwijl het aantal knollen per plant grooter wordt en het gewicht per knol kleiner. Hetgeen hier dus wordt aangezien voor een eigenschap van een „stam” was niets anders dan een gevolg van potergrootte of behandeling. Het volgende jaar waren dan ook de vermeende eigenschappen niet meer te bemerken.

Een soortgelijk geval werd waargenomen bij selecties van *roode Star*. Door een verbouwer waren in 1918 uit één gewas een aantal planten uitgezocht, die tijdens den groei en bij het oogsten een goeden indruk maakten. De knollen van elke plant werden afzonderlijk bewaard en het volgend jaar in aparte rijen uitgepoot. Elke rij was dus afkomstig van één plant. Van een twintigtal rijen waren er twee, die een gering aantal stengels per plant hadden gevormd. Terwijl de overige rijen 3 à 4 stengels per plant vertoonden, was dit aantal bij de twee andere 2 à 3. Als gevolg hiervan was ook het „type” geheel anders, hoewel overigens alle kenmerken van de *roode Star* aanwezig waren. Andere variëteiten, die maar eenigszins op de *roode Star* geleken, werden niet verbouwd, zoodat vermenging was buitengesloten. Het lag voor de hand te veronderstellen, dat hier knopmutatie in het spel kon zijn en met belangstelling werd dan ook afgewacht of hetzelfde verschijnsel het volgend jaar weer zou optreden. Om een goede vergelijking mogelijk te maken werden potergrootte, bewaring, voorkieming, enz. zorgvuldig gelijk genomen en nu bleek, dat er geen verschil optrad in „type” van plant of aantal stengels. De verklaring hiervoor kan m. i. alleen worden gezocht in een verschillende wijze van bewaren in het eerste jaar, met als gevolg een verschil in het aantal stengels.

Ongetwijfeld zijn ook enkele ziekten menigmaal aanleiding geweest, dat abusievelijk verschil in aanleg werd aangenomen bij plan-



ten van dezelfde variëteit, in enkele gevallen zijn hiervoor sterke aanwijzingen, in andere gevallen afdoende bewijzen voorhanden.

Wanneer DARWIN (18) in een hoofdstuk over knopvariatie zegt: „Several cases have been recorded of large portions of whole rows of potatoes slightly changing their character”, is het hoogstwaarschijnlijk, dat daar een der pseudohereditaire ziekten in 't spel is geweest.

Door FISCHER (25) werden enkele jaren aaneen onderzoekingen gedaan over den invloed van vorm en zetmeelgehalte van den pootaardappel, waarbij hij tot de conclusie kwam, dat ronde, zetmeelrijke knollen planten gaven met minder ontwikkeling en geringer opbrengst dan lange en zetmeelarme. Nu komt het voor, dat bij variëteiten, die gelijktijdig ronde en lange knollen leveren, de mozaïekzieke planten meer ronde geven, terwijl de lange knollen meer voorkomen bij de gezonde planten. Waar FISCHER bij de keuze van zijn knollen niet heeft gelet op de moederplant, doch de knollen heeft genomen uit een willekeurige partij, is het zeer waarschijnlijk, dat hij onbewust een gedeeltelijke scheiding heeft gemaakt tusschen knollen van zieke en gezonde planten. Hierop duiden ook de afbeeldingen, die FISCHER geeft van de minder ontwikkelde planten; deze geven geheel den indruk van mozaïekzieke exemplaren. Aan de uitkomsten van FISCHER behoeft niet te worden getwijfeld, te meer waar op zijn regel ook de noodige uitzonderingen voorkomen. Wel kan worden aangenomen, dat zijn conclusie „dat ook bij vegetatieve vermeerdering „Individualität” aanwezig is” en „dat een bepaalde ontwikkelingsmogelijkheid van een soort bewezen werd” foutief is geweest.

HEDLUND (zie QUANJER 50) sprak in 1910 de hypothese uit, dat de „Krulziekte” een „pathologische adaptieve mutatie” zou zijn. Door DIX (20) werd aangenomen, dat de herhaalde kruising, die bij de aardappelen heeft plaats gevonden, de rassen in zóó sterke mate heterozygoot heeft gemaakt, dat zelfs bij vegetatieve voortplanting splitsing niet uitblijft; de krulzieke planten zouden vegetatief „uitmenden”.

SCHANDER (57) komt in 1914 tot de uitspraak, dat deze erfelijke bladrolziekte volgens de uitkomsten zijner onderzoekingen geen infectieziekte is. De bladrolziekte is naar zijn meening veel meer een erfelijke variëteitenfout („Sortenfehler”), die reeds in de zaailing en haar afstammelingen voorkomen kan.

Terwijl in deze gevallen de ziekte werd aangezien voor een eigenschap, die bij vegetatieve vermeerdering in stand zou blijven, kunnen

ook voorbeelden worden genoemd, dat de ziekten wel als zoodanig werden herkend, doch dat niet voldoende rekening werd gehouden met haar gedrag. Ook dit leidde weer tot verkeerde conclusie's.

Onder degenen, die zich bezig houden met de stamboomteelt van aardappelen, heerscht vrij algemeen de meening, dat tusschen stammen van dezelfde variëteit verschil in vatbaarheid aanwezig is voor bepaalde ziekten. Hoewel dit verschil à priori niet mag worden verworpen, lijdt het geen twijfel, dat dit niet zoo veelvuldig voorkomt als wel wordt aangenomen. Wanneer iemand door het uitoefenen van stamboomteelt in het bezit tracht te komen van waardevol pootgoed en daarvoor een aantal stammen afzonderlijk voortteelt, blijkt na enkele jaren, dat tusschen de aangehouden stammen verschillen voorkomen, wat betreft het aantal aangetaste planten door mozaïekziekte, krinkel, bladrolziekte, *Rhizoctonia* of ringvuur. Aangezien de stammen dan vaak op dezelfde wijze zijn behandeld en oogenschijnlijk steeds onder gelijke omstandigheden zijn gegroeid, wordt gemakkelijk de indruk gevestigd, dat er verschil in vatbaarheid bestaat. Nu is echter het vaststellen van verschillende graden van vatbaarheid een zeer moeilijke zaak, omdat hiervoor noodig is, dat het overbrengen van de smetstof en de omstandigheden waaronder dit geschiedt voor alle stammen precies gelijk zijn. Dit nu is practisch uiterst moeilijk te bereiken. Ik wees er reeds op, dat de besmetting bij mozaïekziekte, krinkel en bladrolziekte meestal pas het volgende jaar tot uiting komt. Terwijl dus in het jaar van de besmetting de stammen volkomen gezond schijnen, ziet men het jaar daarna plotseling verschillen. Aangezien evenwel stammen met enkele zieke planten voor de praktijk grooter waarde hebben dan de doorsnee aardappelen, worden deze stammen niet opgeruimd, doch van zieke planten gezuiverd. Toch gebeurt dit verwijderen gewoonlijk te laat om besmetting heelemaal te voorkomen. Hierdoor vindt men het volgend jaar gewoonlijk in dezelfde stammen weer de meeste zieke planten. De conclusie, die dan vaak wordt getrokken, nl. dat dergelijke stammen zeer vatbaar zijn, behoeft dus niet juist te wezen. Voor ziekten als *Rhizoctonia solani* en ringvuur (*Verticillium alboatrum*) geldt vrijwel hetzelfde. Het kan nl. voorkomen, dat het tweede jaar een plant in zeer geringe mate door een dezer ziekten wordt aangetast, het volgende jaar geen beschadiging wordt opgemerkt, terwijl het vierde jaar bij een aantal planten duidelijk bovengrondsche ziekteverschijnselen worden aangetroffen.

Verklaring van de gekleurde plaat

A: Gewone Eigenheimer

B: Brune Eigenheimer

C: Blauwe Eigenheimer

D: Bonte blauwe Eigenheimer

E en F: Bonte roode Star

G en H: Knollen van de groene roode Star

I: Gewone roode Star

den werden genoemd, dat de ziekten wel als zoodanig bekend, doch dat niet voldoende rekening werd gehouden gedrag. Ook dit leidde weer tot verkeerde conclusie's.

Stammen, die zich bezig-houden met de stamboomteelt van aardappelen, heerscht vrij algemeen de meening, dat tusschen stammen dezelfde variëteit verschil in vatbaarheid aanwezig is voor bepaalde ziekten. Hoewel dit verschil a priori niet mag worden verworpen, lijdt het geen twijfel, **Verklaring van de gekleurde plaat** wel

te erkennen. Wanneer iemand in \_\_\_\_\_ uittefenen van stamboomteelt het bezit tracht te komen van waardevol pootgoed en daarvoor een stammen wonderlijk voortteelt, blijkt na enkele jaren, dat men degen **A: Gewone Eigenheimer** len voorkomen wat betreft

aantal aange **B: Bruine Eigenheimer** krinkel bladrol-  
zakte Rhizoctonia of ringvuur. Aangezien de stammen dan vaak op

vele zijn **C: Blauwe Eigenheimer** steeds onder gelijke  
omstandigheden zijn gegroeid, wordt gemakki lijk de indruk gevestigd,

schijn **D: Bonte blauwe Eigenheimer** er het vaststellen van  
de ziekte

**E. en F: Bonte roode Star** een zeer moeilijke zaak, omdat  
het noodig is dat het overbrengen van de smetstof en de om-

**G. en H: Knollen van de groene roode Star.** precies gelijk  
Dit nu is praktisch uiterst moeilijk te bereiken. Ik wees er reeds op,  
de besmetting **I: Gewone roode Star** en bladrolziekte meestal

het volgende jaar tot uiting komt. Terwijl dus in het jaar van de  
zetting de stammen volkomen gezond schijnen, ziet men het jaar

plotseling verschillen. Aangezien evenwel stammen met enkele  
planten voor de praktijk grooter waarde hebben dan de doorsnee

planten, worden deze stammen niet opgeruimd, doch van zieke  
planten gezuiverd. Toch gebeurt dit verwijderen gewoonlijk te laat om

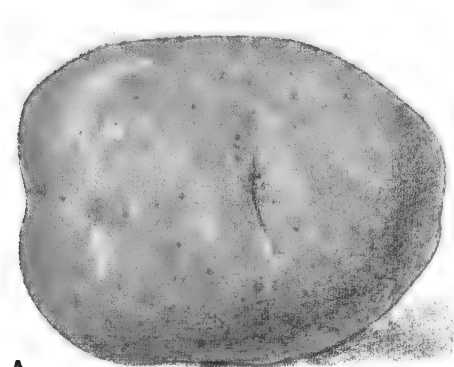
te voorkomen. Hierdoor vindt men het volgend  
jaar wel in dezelfde stammen weer de meeste zieke planten.

conclusie, die dan vaak wordt getrokken, nl. dat dergelijke stam-  
men vatbaar zijn, behoeft dus niet juist te wezen. Voor ziekten als

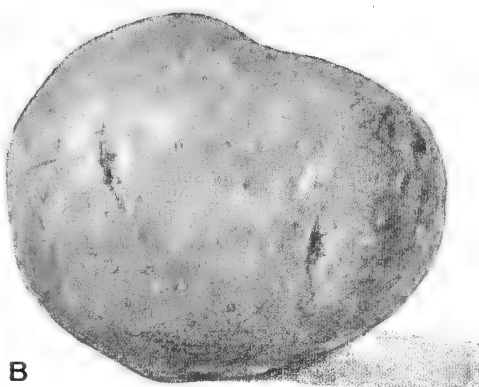
als *solani* en ringvuur (*Verticillium alboatrum*) geldt vrijwel  
Het kan nl. voorkomen, dat het tweede jaar een plant in zeer

aan door een dezer ziekten wordt aangetast, het volgende jaar  
beschadiging wordt opgemerkt, terwijl het vierde jaar bij een

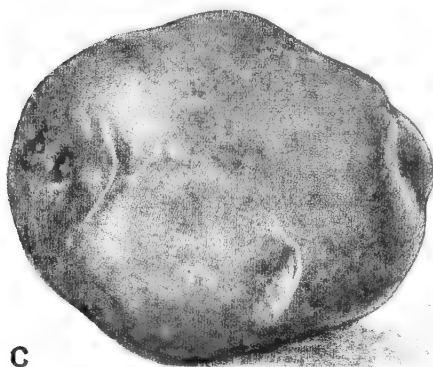
planten duidelijk bovengrondsche ziekteverschijnselen worden  
en, rotten.



A



B



C



D



E

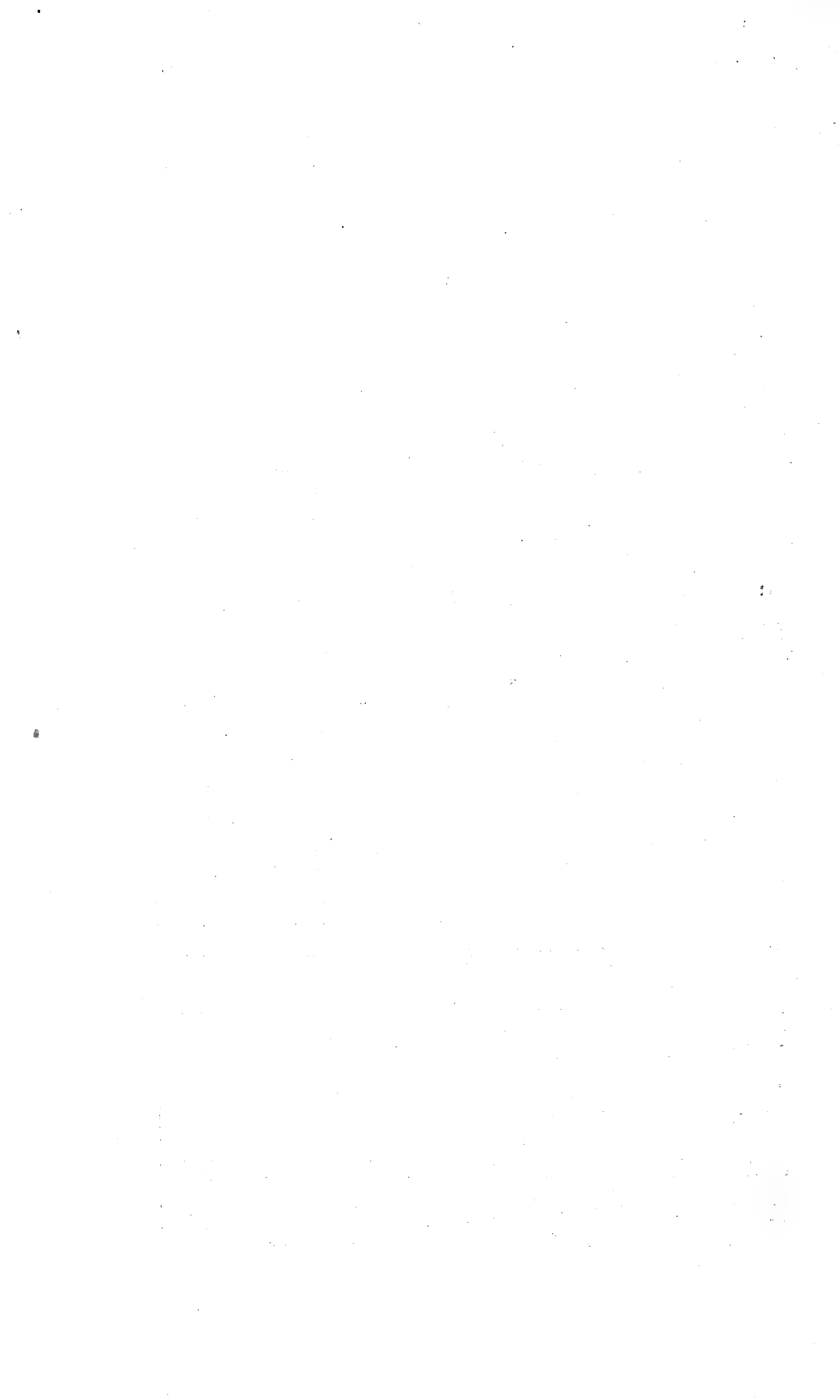
F



G

H

I



Bij het nalezen van verhandelingen over de gewone aardappelziekte (*Phytophthora infestans*) zien we, dat enkele malen het denkbeeld naar voren is gebracht van een bepaalde variëteit langs vegetatieven weg minder vatbare vormen te kweken. In sommige gevallen schijnt het werkelijk gelukt te zijn. Aangezien evenwel hier niet blijkt, dat rekening werd gehouden met verschillende ziekten, terwijl bij onderzoekingen over de mozaïekziekte is gevonden, dat deze de vatbaarheid voor *Phytophthora* vergroot, kan men aan dergelijke uitkomsten weinig waarde hechten. Ook ten aanzien van den knolvorm is de meening zeer verbreid, dat binnen de variëteit langs vegetatieven weg verbetering is te bereiken. Bij de bespreking van de proeven van FISCHER werd er reeds op gewezen, op welke wijze de mozaïekziekte hier misleidend kan werken. Verder kan men door aardappelverbouwers, die nieuw pootmateriaal hebben betrokken, de meening hooren verkondigen, dat een bepaalde „stam” niet voldeed, aangezien er bij 't rooien te veel groene en te veel kleine knollen voorkwamen. Bij onderzoek zal dan veelal blijken, dat een groot aantal van de planten was aangetast door *Rhizoctonia solani*. De ziekteverschijnselen tijdens den groei werden dan toegeschreven aan „vreterij” of andere mechanische beschadiging.

Om dezelfde redenen bezitten mededeelingen aangaande opbrengstverhooging door stamselectie (bv. GIRARD (28)), waaruit niet blijkt, dat rekening werd gehouden met verschillende ziekten, geen beteekenis voor het vraagstuk der knopmutatie (zie verder QUANJER 52). Er zijn trouwens ook verschillende gevallen bekend (EAST (22), CHITTENDEN (13), dat door selectie geen verhooging van opbrengst werd verkregen.

De „mutations gemmaires culturales” (zie o.a. HECKEL (30) et VERNE) moeten m.i. worden beschouwd als modificaties, waarbij mogelijk ook vermengingen en ziekten in 't spel geweest zijn.

Bovenstaande moge voldoende zijn om aan te toonen, dat vermengingen, modificaties en ziekten aanleiding kunnen geven tot de opvatting, dat binnen een bepaalde variëteit verschillende vormen voorkomen.

Bij een behandeling van het vraagstuk der knopmutatie en bij proefnemingen dienaangaande is het dus een eerste vereischte, dat hieraan de noodige aandacht wordt geschonken.

## TWEEDE HOOFDSTUK

### GEGEVENS UIT DE LITERATUUR

Een samenvatting van de gegevens, die betrekking hebben op knopmutatie bij de aardappelplant is, voor zoover mij bekend, niet geschreven, zoodat men is aangewezen op de zeer verspreide en omvangrijke literatuur, die in den loop der jaren over dit cultuurgewas is verschenen. Bij het nagaan hiervan vindt men hier en daar gevallen van knopmutatie vermeld, terwijl verder een aantal gegevens of denkbeelden wordt medegedeeld, waaruit blijkt, dat den schrijver het begrip knopmutatie voor den geest moet hebben gestaan. Aangezien bij dergelijke publicaties veel afhangt van de mate van voorzichtigheid, waarmede de schrijver zich uitdrukt, is het ordenen van de gegevens niet gemakkelijk. In het vorige hoofdstuk werd er op gewezen, dat vermengingen, modificaties en ziekten menigmaal aanleiding hebben gegeven tot verwarring. Niettegenstaande deze bezwaren is, ter wille van een goede beoordeeling, een zoo volledig mogelijke vermelding der verschillende gegevens noodzakelijk.

#### § 1. *Vermelding van knopmutanten van den aardappel*

CARRIÈRE (12) deelt de volgende gevallen mede:

1. De „*Pousse-debout*”, die haar naam te danken heeft aan de eigenschap, dat haar knollen, inplaats van vlak te liggen, tegen elkaar aan zijn geplaatst bijna op dezelfde wijze als stukken hout, waarvan men houtschool maakt.
2. De *Marjolin*, die niet bloeit en zeer vroeg is, geeft voortdurend planten, die bloeien en vrucht zetten en „als gevolg daarvan” minder vroeg zijn.
3. De *Marjolin* heeft tevens voortgebracht de *late Marjolin*, die lang groeit en elk jaar rijkelijk bloemen en vruchten geeft.



4. Verder heeft de *Marjolin* een vorm gegeven met ronde knollen en diepe oogen; deze lijkt sprekend op de *gewone gele*.

5. De *gewone gele* heeft witvleezige knollen voortgebracht.

6. Verder heeft de *gewone gele* vormen voortgebracht, die uitwendig en inwendig violet van kleur waren; het vleesch hiervan was vast, de smaak slecht.

7. *La violette rouge*, met roode schil, bracht knollen voort, die geelbruin van kleur waren.

8. Van de *gewone gele* gaf een plant, die later rijpte, ronde knollen met donkerroode schil.

9. In *Chardon* zijn planten opgetreden, die in plaats van roodviolette, witte bloemen gaven.

10. In de *Chardon* vond men vroege en late vormen, ofschoon men voordien gedurende lange jaren knollen had gepoot, die geen enkele afwijking vertoonden.

11. Een bleekgele aardappel, waarvan men aanvankelijk zes knollen had, bracht later roodgekleurde knollen voort.

12. CARRIÈRE zegt verder, dat alle verbouwers zeer goed weten, dat de *vittelottes*, die weinig en ondiepe oogen bezit, vaak knollen geeft, wier oogen zoo diep zijn, dat ze nauwelijks zijn te schillen.

Een aantal gevallen is ontleend aan het Engelsche tijdschrift *Gardener's Chronicle*; deze zullen hier in chronologische volgorde worden weergegeven.

De eerste twee worden ook reeds medegedeeld door DARWIN (18).

13. *Kemp's potato* heeft witte knollen. Een plant in Lancashire leverde twee roode knollen en twee witte. De twee roode gaven het aanzien aan een nieuwe „variëteit”, genaamd *Taylor's Fortyfold*, die hooger opbrengsten gaf en een groote verbreiding verkreeg. (G. Chr. 1841).

14. Uit de *Fortyfold*, die een paars gekleurde knol heeft, is een knopmutant ontstaan met witte schil, die op groote schaal is vermeerderd (G. Chr. 1857).

15. Van de variëteit *Regent* was de wordingsgeschiedenis onbekend. Er werd wel aangenomen, dat ze afkomstig zou zijn van de uitstekende variëteit *Fortyfold*. In 1874 deelt iemand mede, dat hij een plant van *Regent* heeft gezien, die prachtige knollen gaf, zoowel van de zuiver witgekleurde *Regent* als van de gedeeltelijk gekleurde *Fortyfold*, beide aan één stengel (G. Chr. 1874).

16. De *Lapstone* was kleiner en minstens een maand vroeger dan de *Onward*. Aan een stengel van een plant, die geheel geleek op de variëteit *Onward*, werd een *Lapstone*-knol gevonden, die een plant leverde gelijk aan de *Lapstone*. Aanvankelijk werd gedacht aan een vermenging, doch later werd nog twee keer een geval gevonden, dat een *Lapstone*-gewas enkele planten gaf, die geheel gelijk waren aan de variëteit *Onward* (G. Chr. 1875).

17. Van de *Yorkshire Hero* wordt vermeld, dat ze door knopmutatie is ontstaan (G. Chr. 1875).

18. In 1888 wordt gezegd, dat men verwacht, dat de roodgekleurde *Beauty of Hebron* zal worden vervangen door haar „sport” de *Duke of Albany*, ook wel genoemd *White beauty of Hebron*, alleen omdat de knollen van de laatste wit van schil zijn en overigens geheel met de *Beauty of Hebron* overeenkomen (G. Chr. 1888).

19. MR. FENN kruiste in 1870 twee variëteiten met lange *kidney*-vormige knollen. De nakomelingen waren *kidney's* op één na, die mooie ronde knollen gaf. De zaailing werd aangehouden en verkreeg den naam van *Worthington Smith*. Deze leverde gedurende 18 jaar altijd zeer mooie ronde knollen tot in 1888 plotseling één plant *kidney*-vormige knollen vertoonde, die  $8\frac{1}{2}$  inch lang waren, tegen  $2\frac{1}{2}$  inch van de ronde. (G. Chr. 1888).

20. MR. FISH zegt: Het heet, dat nieuwe variëteiten dikwijls knopmutanten geven, die tamelijk veel kunnen verschillen van de oorspronkelijke in grootte, kleur, habitus en kwaliteit. Er wordt melding gemaakt van twee variëteiten, de *Sharpe's Victor* met geel vleesch en de *Sharpe's Victor* met wit vleesch. Door den kweeker wordt hierop geantwoord, dat de oorspronkelijke *Victor* geelvleezig is, „but a little inclined to sport into a white variety” (G. Chr. 1895).

21. MR. FENN heeft een gestreepte aardappel gevonden, als knopmutant van de witte *Rector of Woodstock* (G. Chr. 1895).

22. MR. CHOPPING vond een gevlekte knopmutant van de paars gekleurde *Vicar of Laleham* (G. Chr. 1895).

23. In 1906 werd bij GEBRS. SUTTON te Reading in de *Up to date*, die een lilakleurige bloem heeft, een plant gevonden met geelgekleurde bloemen, die bovendien veel kleiner waren dan de normale. De bloemkroonbladeren waren gedeeltelijk veranderd in meeldraden. De knollen van deze planten gaven het volgend jaar weer dergelijke exemplaren, hoewel enkele bloemen toen normaal waren (G. Chr. 1907).

24. Van een niet nader aangeduide variëteit met witte knollen was een knol plotseling blauw (G. Chr. 1907).

In 1918 is onder het opschrift „Rogues among Potatos” een interessante briefwisseling gevoerd over knopmutatie. Door MR. GUTHBERTSON werd beweerd, dat „rogues” (plants not true to name by the difference in the foliage or the colour of the flowers) verwijderd moesten worden. Door S. JACKSON werd hierop geantwoord, dat „rogues” gewoonlijk zeer achteloos worden behandeld, aangezien sommige geheel nieuwe variëteiten zijn, die door den knol zijn voortgebracht. De aardappel heeft, evenals vele andere planten, het vermogen om langs vegetatieven weg, geheel los van zaad, nieuwe soorten te vormen.

25. In *King Edward* (die roodwit gevlekt is) had GUTHBERTSON een roodgekleurden knol gevonden, die deze eigenschap vegetatief voortplantte.

26. Aan een plant van de *Northern Star*, die een weinig roodpaars gekleurd is bij de oogen, vond hij een knol, die geheel deze kleur vertoonde, wat bij vegetatieve vermeerdering bleef bestaan.

Door A. W. SUTTON wordt naar aanleiding hiervan opgemerkt, dat alle ervaren aardappelverbouwers zeer goed (perfectly well) weten, dat bepaalde variëteiten knopmutanten voortbrengen met andere kleur van de schil. Overigens zijn volgens hem alle eigenschappen volkomen gelijk met de oorspronkelijke.

27. MR. TAYLOR ontving in 't voorjaar van 1917 één knol van *Edzell Blue* (knol rond van vorm). Deze werd in stukken gesneden, die werden uitgepoot in maagdelijk land, zonder stalmest. De geheele oogst werd gebruikt als pootgoed in 1918. Eén plant heeft verscheidene *kidney*-vormige knollen gegeven, totaal verschillend in eigenschappen van de *Edzell Blue*, niet alleen in vorm, maar ook in kleur van de schil en weefsel van den knol. Twijfel is hier volgens den proefnemer geheel buitengesloten.

28. MR. TAYLOR heeft tweemaal een witten knol gevonden in de *Edzell Blue*, „but this is what I term a simple and common exemple of colour variation”.

29. CRAMER (16) deelt mede, dat DE VILMORIN, een variëteit van de *Early Rose* in den handel heeft gebracht met bontgeklepte bladeren.

Aan de Deutsche Landwirtschaftliche Presse zijn de volgende gevallen ontleend:

30. K. KITTLAUSZ (30) deelt mede, dat uit *Sutton's best of all* door het uitzoeken van planten, die ongeveer 14 dagen later rijp waren, de variëteit *Suetonius* ontstaan is; deze later rijpende *Suetonius* gaf evenwel twee aaneenvolgende jaren kleiner opbrengst dan de *Best of all* (D. L. P. 1900).

31. K. KITTLAUSZ vermeldt verder, dat in sommige variëteiten knollen voorkwamen met rood- of blauwviolet vleesch (D. L. P. 1900).

32. In *Fühlings Landwirtschaftliche Zeitung* van 1918 wordt het volgende vermeld:

SCHANDER (57) zag een veld van 30 morgen, dat, te oordeelen naar het loof, bepoot was met de variëteit *Prof. Wohltmann*. De knollen waren evenwel niet egaal rood, doch wit met roode strepen. Een vermenging was hier blijkbaar niet in 't spel, want hij vond dergelijke knollen, ook op proefperceeltjes, die bepoot waren met zorgvuldig met de hand gesorteerde aardappelen van stam 34 van VON LOCHOW. Hij acht het voorkomen van knopmutatie de eenige verklaring.

33. In de *Illustrierte Landwirtschaftliche Zeitung* (1910) deelt VON LOCHOW (32) mede, dat een verandering van enkele planten dikwijls in weinige jaren kan voorkomen. In een stam van de *Delicatesse* trad een plant op, die twee jaar aaneen langer groen bleef en sterker stengels vormde. De opbrengst van deze laatrijpende planten was achteruitgegaan, ofschoon ze volkomen gezond waren.

Door EAST (22) werd een uitvoerige studie gemaakt over het vraagstuk der knopmutatie. Aan deze studie zijn de volgende gevallen (34 t/m 46) ontleend:

34. PROF. BENNETT deelt mede, dat uit de *White Pearl*, die een witten knol heeft met vleeschkleurige spruiten, een paars gevlekte variëteit is ontstaan.

35—38. *La Bretonne*, *Early Sunrise*, *Bole Zoegling* en *Seedling No. 60*, die allen lichtrood of rood van kleur zijn, hebben witte „variëties” gegeven, die het volgend jaar „constant” bleken.

39. *Seedling No. 583* leverde het derde jaar, nadat ze uit zaad was gewonnen, een witten knol, terwijl de rest normaal paars van kleur was; de witte kleur ging het volgend jaar over.

40—41. *Silver Hill* en *Early Ohio*, waarvan de knollen langwerpig zijn, gaven beide planten met ronde knollen, een eigenschap, die voortdurend terugkwam bij vegetatieve voortplanting.

42—45. Vier gevallen worden medegedeeld, dat in variëteiten met ondiepe oogen planten optreden met diepoogige knollen, een eigenschap, die bleef behouden bij ongeslachtelijke voortplanting. De variëteiten, waarin dit voorkwam, waren *State of Maine*, *Early Ohio*, *Endurance* en *Seedling No. 843*.

46. In de variëteit *Pennsylvania* werd een knopmutant gevonden, die de merkwaardigheid vertoonde, dat van de meeste knollen het top-einde uitgroeide tot een stolon, waaraan weer een knol ontstond.

47. WOLLENWEBER (72) deelt mede, dat LUNDBERG in een stamselectie van een kruising *Alabaster* en *Klio* drie vormen heeft gevonden, die verschilden in opbrengst en zetmeelgehalte.

VAN LUYK (33) deelt zeer interessante gegevens mede over een drietal knopmutanten in *Zeeuwsche blauwe*, nl.:

48. Forsche plant met stevigen stengel, bladeren glad en breed, knollen donker violet en langwerpig.

49. Planten met geringe ontwikkeling, afwijkend blad, de bladstelen zeer donker violet aangelopen; deze werden spoedig aangetast door *mozaïekziekte*. Knollen rood, weinig vatbaar voor *Phytophthora infestans*.

50. Vlakke planten, donkergroen, bladeren breed en vlakliggend, bladstelen zonder anthocyaan. Knollen geelwit van kleur, sterk vatbaar voor *Phytophthora infestans*; het loof wordt door deze ziekte weinig aangetast.

Deze drie knopmutanten zijn alle afkomstig van één plant. Merkwaardig is verder de vondst, dat tweemaal *mozaïekziekte* planten het volgend jaar gezonde nakomelingen (vegetatief) gaven.

51—52. K. L. DE VRIES (70) vermeldt, dat hij in de variëteiten *Bintje* en *Hendrik* knopmutanten heeft gevonden.

53. De bekende teler LEMBKE, wien het door voortdurende stamselectie is gelukt, de variëteit *Industrie* op peil te houden, deelt mede, dat hij in 1913 in stam 40, een blauw gekleurden knol heeft gevonden, die volgende jaren weer blauwe knollen gaf. De overige eigenschappen zijn geheel gelijk gebleven aan de *Industrie*. Een enkele maal kwamen in de *blauwe Industrie* weer gele voor, die dan weer gele voortbrachten<sup>1)</sup>.

54. SNELL (61) deelt mede, dat hij van de variëteit *Rothaut* een witbloeienden vorm heeft gevonden.

55—57. OBERSTEIN (zie SNELL) zag witbloeiende planten bij

---

<sup>1)</sup> Ontleend aan een verslag van VERHOEVEN (67).

*Deodora* (roodviolet), *Parnassia* (roodviolet) en *Bismark*; het volgend jaar gaven deze planten weer witte bloemen.

58. Door WILLIAM ROBB (53) wordt melding gemaakt van een geval van knopmutatie, waargenomen door DR. WILSON. In een variëteit met witte knollen, afkomstig van een kruising van *Edzell Blue* en een nieuwe variëteit, die nog geen naam had, vertoonde in 1917 een plant plotseling een paarse schil. De knollen hiervan afkomstig zijn eveneens diep paars van kleur; in vorm komen ze overeen met de oorspronkelijke. Het blad van deze „sport” is iets overvloediger en de stengels zijn wat paarser van kleur. De aantasting door *Phytophthora infestans* was twee jaren minder dan van de variëteit, waaruit ze is voortgekomen.

(Er wordt ook nog melding gemaakt van een ander geval van knopmutatie, waarbij evenwel niet wordt medegedeeld, waarop dit betrekking had).

Door MACKELVIE (34) worden de volgende gevallen medegedeeld, waaraan wegens den goeden opzet der proef groote waarde kan worden gehecht.

59. Een knol van *Arran Victory* (paars gekleurde knol) was voor de helft paars, voor de helft wit met een paarse spruit. Deze knol gaf een plant, die geheel overeenkwam met de *Arran Victory*. Hieraan groeiden 36 paarse knollen en 5 witte, met paarse oogen aan den top en een paars vlekje aan het naveleinde. Zoowel bij de paarse als de witte kwamen deze eigenschappen het volgend jaar weer te voorschijn.

60. Een knol met een bleek-vleeschkleurige schil, donkerpaarse oogen en naveleinde, produceerde een plant van het voorkomen van *Arran Victory*. Dezelfde eigenschappen kwamen twee achtereenvolgende jaren weer te voorschijn.

61. Een witte ovale knol, met paars aan de basis van de kiem aan het topeinde en een paarse vlek aan het naveleinde, kiem donkerrood tot paars. De plant hiervan afkomstig in 1920 kwam wat loofontwikkeling betreft overeen met *Arran Victory*. Deze gaf vijf witte knollen met paarse oogen, een paarse vlek aan het naveleinde en negen geheel witte knollen. In 't voorjaar van '21 vertoonden de vijf knollen paarse kieren, zooals kenmerkend is voor *Arran Victory*, terwijl de spruiten van de negen witte vleeschkleurig waren aan de basis, met groene punten. De vijf knollen gaven planten, overeenkomende met de *Arran Victory*, terwijl de negen andere planten voortbrachten met geringe loofontwikkeling, langer en smaller blaadjes van lichter groene kleur, terwijl ook

stengel en nerven niet rood waren aangelopen. De knollen van deze negen planten waren wit met of zonder kleine paarse vlekjes.

62. Door CHITTENDEN (13) wordt medegedeeld, dat in bepaalde variëteiten sommige planten groter worden, wat over gaat op de volgende gewassen. Hij haalt een mededeeling aan van Messrs. DOBBIE over *Great Scot*.

63. FIFE (zie CHITTENDEN 13) deelt mede, dat hij in 1917 in een veld *Great Scot* een plant vond met opgerichten stengel, die een maand later rijp was en bloeide. Deze eigenschap bleef behouden bij vegetatieve voortplanting, terwijl de opbrengst aanmerkelijk hooger was dan van de gewone *Great Scot*. Op het proefveld te Ormskirk vond men geen verschil met *Great Scot* maar op een andere plaats werd geconstateerd, dat deze vorm was te onderscheiden, doordat ze bovendien stuifmeel vormde, wat de gewone *Great Scot* nooit doet.

64. LESLEY deelt mede, dat SALAMAN en hij één geval hadden gevonden van knopmutatie. Bijzonderheden ontbreken verder. Waarschijnlijk is het hetzelfde geval, dat is vermeld op de tentoonstelling van de Potato Conference te Londen 1921. Bij een knol van de *Golden Wonder*, trad een wigvormig gedeelte op, dat de typische bruine kleur miste. De planten hiervan afkomstig vertoonden dezelfde eigenschap.

65. SIRKS (60) vermeldt een geval, dat bij de *Eigenheimer*, blauwe en gele knollen voorkwamen aan één stengel, die respectievelijk weer blauwe en gele nakomelingen (vegetatief) gaven.

66. In een schrijven aan PROF. QUANJER deelt TH. P. MC. INTOSH te Edinburg mede, dat in een groot aantal variëteiten „bolters” optreden. „Bolters” worden groter, bloeien meer en worden later rijp.

Onder den titel „Prüfung auf Leistung bei der Kartoffelzüchtung”, worden door F. v. LOCHOW (32) te Petkus de resultaten medegedeeld, die hij door jarenlange stamboomteelt heeft verkregen.

In 1902 werden uit de variëteit *Prof. Wohltmann* een groot aantal planten uitgezocht, waarvan opbrengst en zetmeelgehalte werden bepaald. De knollen werden in afzonderlijke rijen en later in veldjes uitgepoot, waarbij bleek, dat zeer groote verschillen optraden ofschoon bij alle onmiskenbaar het *Wohltmann*-type aanwezig was.

Bij de *Wohltmann*-selecties kwamen duidelijk twee hoofdgroepen naar voren, de *smalbladige* en *breedbladige* typen.

67. Een stam, bekend als no. 51, moest worden opgeruimd wegens het veelvuldige voorkomen van rotte knollen.

68. VON LOCHOW uit de meening, dat enkele stammen niet zoo gevoelig zouden zijn voor bladrolziekte.

69. Verder werd gevonden, dat tusschen de stammen verschillen voorkwamen in opbrengend vermogen (zie blz. 97).

70. DONALD FOLSOM (26) bericht een geval van een enkelvoudig blad in de *Green Mountain*. Later traden in deze knopmutant weer normale bladeren op.

71—72. Dezelfde schrijver meldt drie gevallen in *Green Mountain* en één geval van *Ehnola*, dat de blaadjes dik en smal waren; ook kwam gedeeltelijk weer terugslag voor.

BRANDT (7) deelt de volgende gevallen mede:

73. De *Magdeburger Blaue*, welke een blauwe schil heeft, gaf zuiver witte knollen.

74. Dezelfde variëteit bracht planten voort met stengels, die roodbruin aangelopen waren; de knollen waren roodbruin van schil, het vleesch bloedrood gevlekt.

75. Een selectie van de witvleezige *Königsnieren* leverde een knopmutant met intensief geelgekleurd vleesch.

76. In de *Industrie* werd een plant gevonden met roodgekleurde knollen; deze gaf het volgend jaar roodgekleurde knollen en gele (zooals de *Industrie*), terwijl verder in een gedeelte der knollen ook de kleur van het vleesch was veranderd.

77. In de *King Edward*, die roodviolet bloeit en roodgekleurde knollen bezit, traden planten op met witte bloemen en witte knollen.

78. Verder zegt BRANDT (7): „Ausser derartig stark von der Ausgangsform abweichenden Mutationen tritt alljährlich eine grosse Zahl kleinerer erblichen Abweichungen auf, besonders wenn man neben der Blütenfarbe die Blütengestalt, die Kelchzipfel, Stengelfarben und Blattformen sowie Wuchsformen innerhalb von Klonen ins Auge faszt.”

Deze lijst zou ongetwijfeld nog aanmerkelijk kunnen worden uitgebreid. Vrij zeker komen in de omvangrijke landbouwliteratuur hier en daar verspreid nog mededeelingen aangaande knopmutatie voor. Het bovenstaande moge evenwel voldoende zijn om aan te toonen, dat in den loop der jaren een groot aantal gevallen zijn vermeld en dat deze betrekking hebben op zeer uiteenlopende kenmerken.



§ 2. *Verschillende meeningen over het voorkomen en de beteekenis van knopmutatie*

CARRIÈRE (12) zegt in 1865: „Nous ne craignons pas d'affirmer que beaucoup de variétés cultivées aujourd'hui sont dues à des faits, soit de dimorphisme soit de dichroïsme, qui sont produits sur les parties souterraines pendant la végétation”. Ook DARWIN (18, 1868) noemt gevallen, dat knopmutanten een groote verbreiding hebben verkregen.

In de *Gardener's Chronicle* wordt in 1880 de meening verkondigd, dat een aardappel, wanneer voldoende tijd (b.v. 5 jaar na het groeien uit zaad) wordt genomen om het type vast te leggen, later niet zal veranderen door selectie van knollen. In het begin wordt dus verandering mogelijk geacht.

Door ARTHUR SUTTON wordt in 1897 de meening uitgesproken, dat verbetering door selectie niet is te bereiken. De eenige uitzondering op dezen regel komt voor in gevallen, dat alle knollen van een plant eenzelfde afwijking in eigenschappen vertoonen, hetzij in goede, hetzij in verkeerde richting, samengaand met een verandering in loof. Het eenig geval, dat hem bekend is, komt voor bij de variëteit *Ashleaf*. (G. Chr. 1897).

In de *Deutsche Landwirtschaftliche Presse* van 1895 zegt SEMPOLOWSKI het volgende: De vorming van vermengingen, die door enkele onderzoekers is waargenomen, moet worden toegeschreven aan de buitengewone veranderlijkheid van eenige aardappelvariëteiten en de ontstane exemplaren kunnen als ontarding of terugslag worden bestempeld. Ik zou hier willen wijzen op het feit, dat gelijkmatig gekleurde knollen plotseling grootere of kleinere lichte vlekken vertoonen; dit verschijnsel heb ik vaak opgemerkt bij de *Sächsische Zwiebel* met geel vleesch.

In een verslag over een proef met een 100-tal aardappelvariëteiten in 1902 deelt K. KITTLAUSZ (30) mede: *Industrie* schijnt te oordeelen naar het loof en den bloei, niet geheel „raszuiver” te zijn, doch vertoont tusschen de knollen van verschillende planten geen onderscheid. Waarschijnlijk is hier dus sprake van een eigenaardigheid van de variëteit, die op de kwaliteit van de knollen niet van invloed is, doch die toch, gezien van het standpunt van den kweeker, de aandacht vraagt. De verandering van het loof daargelaten, die mogelijk aan ziekte moet worden toegeschreven, wordt hier de verandering van bloemkleur als

een eigenaardigheid van de variëteit aangezien, dus niet als een vermenging.

In 1918 wordt door E. BOUMANN (6) aangedrongen op het uitzoeken van planten met grooten weerstand tegen ziekten of ongunstige invloeden om den achteruitgang van bepaalde variëteiten te voorkomen.

Door BROILI (11) wordt eenige jaren later gezegd: Is eenmaal door den kweker het bepaalde type van knol, van een normaal gerijpte en in gezonden toestand geoogste, waardevolle zaailing vastgesteld, zoo komt het er voor den kweker op aan dit type te behouden. Zijn hoofdwerk zal daarom steeds hierop neerkomen, dat hij de vormen van den geoogsten nabouw steeds met het ideaaltype vergelijkt.

WOLLENWEBER (72) wijst er in een verhandeling over de aardappelschurft op, dat bepaalde variëteiten, die zeer vatbaar voor deze ziekte zijn, toch nog worden verbouwd wegens hun goeden smaak. Hij dringt er op aan, dat door selectie zal worden getracht stammen te kweken, die meer weerstand tegen deze ziekte bieden.

Door vele Duitsche schrijvers o. a. FRUWIRTH (27), BAUR (2), SNELL (61) wordt aangenomen, dat knopmutatie voorkomt. Zij maken melding van „Staudenauslese”, „Formentrennung” waarbij niet alleen wordt gelet op gezond voorkomen, doch tevens op andere eigenschappen, die voor de cultuur van waarde zijn.

Bovenstaand werden verschillende gevallen medegedeeld, waarbij de schrijver zich op het standpunt plaatste, dat knopmutanten bij de aardappelplant voorkomen. Hierdoor zou de indruk kunnen worden gewekt, dat zonder uitzondering geloof werd gehecht aan het optreden hiervan. Dit toch is geenszins het geval. Men vindt in de literatuur meermalen, dat een afwachtende houding wordt aangenomen, terwijl ook de meening wordt verkondigd, dat knopmutatie of niet voorkomt, of dat ze alleen betrekking heeft op enkele ondergeschikte eigenschappen. Wanneer men verschillende jaargangen nagaat van de Gardener's Chronicle, ziet men, dat één der vaste medewerkers (A. D.), die blijk geeft veel studie van de aardappelplant te maken, o. a. schrijft: Te beweren, dat variëteiten verbeterd zijn, of nieuw, omdat ze zijn geselecteerd, is een belediging voor het gezonde verstand. Een variëteit kan zuiver worden gehouden, maar zoogenaamde selecties zijn of vermengingen, die den selecteur misleiden, of niets anders dan de oude variëteit en dat alleen (1879). Op een andere plaats heet het: Som-

mige personen hebben af en toe beweerd, dat de aardappel door mutatie een verbeterden vorm zou kunnen geven, maar dit is onjuist. De aardappel geeft geen knopmutanten („does not sport”) en alleen zij, die vermengingen hebben gevonden, die beter waren dan het overige gewas, hebben deze verklaring aangegrepen. —

Op een congres in 1886 zegt een der sprekers, dat voor zoover zijn jarenlange ervaringen gaan, knopmutatie bij den aardappel niet voorkomt. Enkele jaren later zegt de medewerker (A. D.) van de Gardener's Chronicle, dat hij zou lachen, wanneer hem werd verteld, dat een geel-vleezige knopmutant zou zijn ontstaan uit een witvleezige.

In 1899 geeft de Duitsche aardappelkweker W. PAULSEN (47) te Nassengrund als zijn overtuiging te kennen, dat binnen een aardappelvariëteit geen veranderingen of verbeteringen mogelijk zijn.

ARTHUR SUTTON zegt in 1907, dat er geen enkele aardappel in den handel is, waarvan kan worden bewezen, dat ze haar oorsprong heeft te danken aan knopmutatie (G. Chr. ).

Naar aanleiding van een correspondentie in de Gardener's Chronicle van 1918, waarin JACKSON beweert, dat nieuwe „variëteiten” langs vegetatieven weg kunnen ontstaan, deelde GUTHBERTSON mede, dat hij reeds 25 jaar had gezocht naar betere vormen door knopmutatie ontstaan, doch dat hij nog geen enkele had gevonden. Wel had hij verandering van kleur geconstateerd. Hij besluit zijn artikel met den zin: Wanneer MR. JACKSON of iemand anders het onbetwistbare bewijs kan geven voor dergelijke knopmutanten, zal dit een welkome mededeeling zijn, zoowel voor kweekers als voor wetenschappelijke onderzoekers. — SUTTON deelt naar aanleiding hiervan mede, dat hij wel gelooft aan knopmutatie, doch alleen voor zoover het de kleur betreft. Knopmutatie, waarbij verandering van knolvorm, opbrengst enz. zouden optreden, acht hij niet mogelijk; gegevens, die daarop betrekking hebben, moeten z. i. worden toegeschreven aan vermengingen met andere variëteiten.

### § 3. *Tegenwoordige opvattingen*

Op de Potato Conference te Londen (November 1921) heeft het vraagstuk der knopmutatie, een onderwerp van bespreking uitgemaakt. Aangezien dit congres nog van jongen datum is en vele onderzoekers uit verschillende landen aanwezig waren, kunnen de meeningen,

die daar heerschten, eenigszins dienen als maatstaf voor den stand van onze tegenwoordige kennis.

MACKELVIE (34) deelde daar zijn experimenten mede met *Arran Victory*, waarbij hij vond, dat de paarse kleur van den knol kan veranderen in lichtrood en in wit met paarse vlekken, terwijl bij de laatste ook de habitus van het loof was veranderd. Naar aanleiding hiervan deelden FIFE en LESLEY een geval mede van knopmutatie terwijl door M. SUTTON het volgende werd opgemerkt:

Indien mutatie bij den aardappel mogelijk is, is dit feit van het allerhoogste belang, zoowel voor de wetenschap als voor den praktischen verbouwer. MR. MACKELVIE gaf mij de gelegenheid zijn No. 3 (zie blz. 24 No. 61) te verbouwen en ik vond, dat de eigenschappen, die hij had beschreven, ook optraden in mijn gewassen<sup>1)</sup>. No. 3 was duidelijk te onderscheiden van *Arran Victory*. We zijn vaak teleurgesteld door wat wij noemen „opslag” („ground-keepers”). Ik wilde MR. MACKELVIE gaarne vragen of hij er zeker van is, dat de negen witte knollen afkomstig waren van de „sport” van *Arran Victory*, die hij had geplant en niet van „opslag”.

Door MACKELVIE werd hierop geantwoord, dat hij alle mogelijke voorzorgen nam, om fouten te voorkomen en de „sport”, die de witte knollen gaf, geplant werd op een veld, dat de laatste acht jaar grasland was geweest.

DR. SALAMAN dacht, dat er geen reden was te twifelen, dat MR. MACKELVIE inderdaad te doen had met een bepaalde en waarschijnlijk blijvende variatie („variation”). Dergelijke veranderingen zijn uiterst zeldzaam en hij had slechts een enkel geval gezien van een echte mutatie (genuine mutation) onder alle variëteiten, die hij onder nauwkeurige observatie had gehad. De paarse kleur was een gevolg van drie factoren en waarschijnlijk was in het bewuste geval een kleurbelemmeraar (colour inhibitor) ontwikkeld.

SUTTON antwoordde hierop, dat niet alleen de knol verschillend was, maar dat ook de bladeren duidelijk te onderscheiden waren van *Arran Victory*. LESLEY achtte het zeer goed mogelijk, dat mutatie zou voorkomen in andere deelen dan juist den knol, die dan tot gevolg zouden hebben een „mosaic of different kinds of tissue”.

<sup>1)</sup> Dezelfde eigenschappen traden ook op in 1923, bij verbouw in Friesland; de knollen waren door bemiddeling van Prof. QUANJER van Mr. MACKELVIE ontvangen.

BUCHANAN deelde mede, dat in Tasmania alle planten, die vroeg afsterven of langer groen blijven dan den normalen rijptijd, worden verwijderd.

Niet alleen naar aanleiding van de lezing van MACKELVIE, doch ook nog geheel los van deze, werd op de Potato Conference door kweekers en phytopathologen het vraagstuk der knopmutatie aangeroerd.

STUART (63) zegt in zijn voordracht „Potato breeding, selection and seed development work in the United States”, wanneer hij de selectie behandelt, dat het zeer waarschijnlijk is, dat vele zoogenaamde uitstekende stammen („superior strains”) eenvoudig normale gezonde planten waren en dat de minder productieve aangetast waren door ziekten, die de groei-kracht verminderden. Op grond van bijna twintig jaren lange ervaring met selectie, is de schrijver geneigd te gelooven, dat gewoonlijk slechts weinig werkelijk waardevolle afwijkingen („valuable variations”) voorkomen. Op een andere plaats deelt STUART mede, dat een uitstekende stam van de *Triumph* is aanbevolen, die in 1921 door 110 verbouwers in Winconsin werd verbouwd.

WILLIAM ROBB (53) komt tot de conclusie: Deze degeneratie schept den onvermijdelijkeneisch, hetzij voor nieuwe en krachtige variëteiten te zorgen, hetzij voor geselecteerde en krachtige stammen van die variëteiten, welke reeds in cultuur zijn, om de plaats in te nemen van degenen, die achteruitgaan. In een hoofdstuk over „Sporting of the Potato” zegt hij: Het schijnt, dat de gelegenheid zich niet vaak voordoet om nieuwe variëteiten te verkrijgen van „bud-sports”. Het is zeer waarschijnlijk, dat in vele gevallen vermengingen („rogues”) abusievelijk werden beschouwd als „sport” en dat hieraan nieuwe namen werden gegeven. Hij haalt de ervaringen van DR. WILSON aan, die nadat hij vele duizenden zaailingen had gekweekt, slechts twee gevallen had gevonden.

WILLIAM B. BRIERLEY (9) oppert in zijn verhandeling „Some research aspects of the wart disease problem” het idee, dat als gevolg van knopmutatie „and so forth” genetische veranderingen zouden kunnen voorkomen in enkele planten of knollen, waardoor immune planten het aanzien zouden geven aan vatbare of omgekeerd. Dit proces is echter sporadisch, enz.

W. A. ORTON (46) noemt in zijn inleiding „New work on potato diseases in America” als een van de vier middelen om de mozaïekziekte te bestrijden het voortbrengen van resistente of immune variëteiten door selectie of kweken uit zaad.

Bij de aanvaarding van het hoogleeraarsambt in 1923 werd door C. BROEKEMA (10) ten aanzien van den aardappel opgemerkt: „Mogelijk zal in de toekomst het verschijnsel der knopvariatie bij de veredeling een grootere rol gaan spelen.”

Tenslotte nog een uitspraak van zeer recenten datum (1924). BRANDT (7) zegt: „Während noch in den letzten Jahren häufig die Theorie aufgestellt wurde, dasz Mutationen bei Kartoffeln grosze Seltenheiten seien und dasz der Züchter mit ihnen nicht rechnen könne, habe ich in Uebereinstimmung mit mehreren Kollegen feststellen können, dasz Mutationen alljährlich in nennenswerter Zahl auftreten.”

Uit deze mededeelingen volgt dus, dat meer en meer de meening veld wint, dat knopmutanten voorkomen. Het aantal betrouwbare gegevens is evenwel gering en vermengingen en ziekten hebben vaak geleid tot verkeerde gevolgtrekkingen. Steeds meer wordt echter gewezen op de mogelijkheid, dat de knopmutatie, naast bestrijding van ziekten en het kweken uit zaad, een belangrijke rol zal kunnen spelen bij het op peil houden en de veredeling van den aardappel.

---

## DERDE HOOFDSTUK

### GEGEVENS AANGAANDE KNOPMUTATIE BIJ DEN AARDAPPEL, WELKE NIET OF ONVOLLEDIG ZIJN GEPUBLICEERD

Sedert 1916 heb ik alle gevallen, die voor knopmutatie werden gehouden, zoo goed mogelijk verzameld en nagegaan. Bij vele bleek, dat vermengingen, ziekten of modificaties in 't spel waren. Bij andere daarentegen kon worden aangetoond, dat een nieuwe vorm was gevonden. De laatste zullen hier nader worden vermeld, waarbij voor zoover bekend, tevens de herkomst zal worden aangegeven. Zooals nog nader zal blijken, is een groot gedeelte afkomstig van verbouwers uit Friesland, waar ik sedert 1919 als Consulente voor de Plantenveredeling der Friesche Maatschappij van Landbouw werkzaam ben. De aardappelcultuur staat in Friesland reeds sedert vele jaren op een hoog peil, terwijl de keuringen te velde en de stamselectie er groote verbreiding hebben gevonden. Deze provincie mag dus voor het verzamelen van gegevens zeer gunstig worden geacht. Het nagaan van het meerendeel der gevallen vond plaats op het Kweekveld der Friesche Maatschappij van Landbouw te Engelum.

#### § 1. *Eigenheimer*

Korte variëteitsbeschrijving. De *Eigenheimer* is gewonnen door G. VEENHUYZEN te Sappemeer uit een kruising van *blauwe reuzen* × *Franschen*. Ze bereikt een middelmatige ontwikkeling. De stengel is groen en vaak door anthocyaanvorming een weinig blauw aangelopen, vooral aan den zonkant. Het blad is glimmend groen; de blaadjes zijn zeer vlak. De bloei is tamelijk rijk; de bloemen per tros zijn niet talrijk; de bloemkroon is wit van kleur. Bessen worden slechts in enkele jaren en dan nog zeer sporadisch gevormd. Ze groeit vlug en hoewel ze moet worden gerekend tot de late variëteiten, neemt ze

onder deze een vroege plaats in. De knol is geel van schil, soms iets blauwviolet aangelopen aan het topeinde. De vorm is min of meer langwerpig; de oogen zijn tamelijk diep gelegen (zie plaat, knol A). Het vleesch is geel, het zetmeelgehalte is goed.

#### Verscillende vormen in de *Eigenheimer*.

Sedert haar intrede in de groote landbouwpraktijk heeft men verschillende vormen gevonden, die in vele opzichten doen denken aan de gewone *Eigenheimer*, maar hiervan toch in enkele kenmerken meer of minder duidelijk afwijken.

##### 1. Mannetjes.

Met dezen naam wordt een bepaalde vorm aangeduid, die zich aldus voordoet: In het laatst van den bloeitijd of even daarna ziet men onregelmatig over het veld verspreid enkele planten, die hooger zijn dan de andere en in tegenstelling met deze nog in vollen bloei staan. Terwijl de overige planten weinig meer groeien, worden deze afwijkende planten nog voortdurend hooger, terwijl ook de bloei nog eenigen tijd aanhoudt. De stengels worden forscher en dikker, en zijn gewoonlijk wat blauwer aangelopen. Slaat men deze planten nog eenige weken gade, dan blijkt, dat ze groen blijven en nog steeds bloeien. Op 't laatst steken ze 20 à 40 c.M. boven het gewas uit, vertoonen forsche, wat wild groeiende stengels en sterven 3 à 4 weken later af dan de normale gezonde *Eigenheimer*. In jaren, dat de *Phytophthora infestans* optreedt, worden ze later en minder aangetast. Bij 't rooien vindt men aan deze planten knollen, die op 't eerste gezicht geheel overeenkomen met de normale *Eigenheimer*. Gaat men ze nauwkeuriger na, dan blijkt, dat ze iets onregelmatiger van vorm zijn. Verder zijn de stolonen wat dikker en langer, terwijl het wortelstelsel uitgebreider en steviger is. Bovendien zitten de knollen, zelfs wanneer men de planten laat rooit, vaster aan de stolonen dan bij de gewone *Eigenheimer*; soms ontstaan nieuwe uitloopers op de knollen, waaraan weer knollen worden gevormd. De opbrengst is gewoonlijk zeer goed. Deze planten worden in Friesland bestempeld met den naam van *mannetjes*.

Het verschil tusschen de gewone *Eigenheimer* en de *mannetjes* kan nog worden verduidelijkt, door onderstaande schematische voorstellingen en getallen. Op 4 Augustus werd een gewone plant uitgegraven, die zoo veel mogelijk overeenkwam met de doorsnee, terwijl ook een *mannetje* werd gezocht, dat een normaal beeld gaf van de op hetzelfde veld voorkomende *mannetjes*. Alle planten waren toen nog groen van loof, doch



terwijl de gewone *Eigenheimers* alle waren uitgebloeid, waren de *mannetjes* duidelijk te herkennen, doordien ze nog 6-10 bloeiende bloemtrossen vertoonden en 20 à 35 c.M. boven de andere uitstaken. Zoowel van de gewone plant als van het mannetje, werd één stengel genomen. In de teekening geven de dikke lijnen de stengels en zijstengels aan, de stippellijnen geven de bloemtrossen weer; deze zijn aangeduid met kleinen letter. De horizontale lijn geeft aan de bodemoppervlakte.

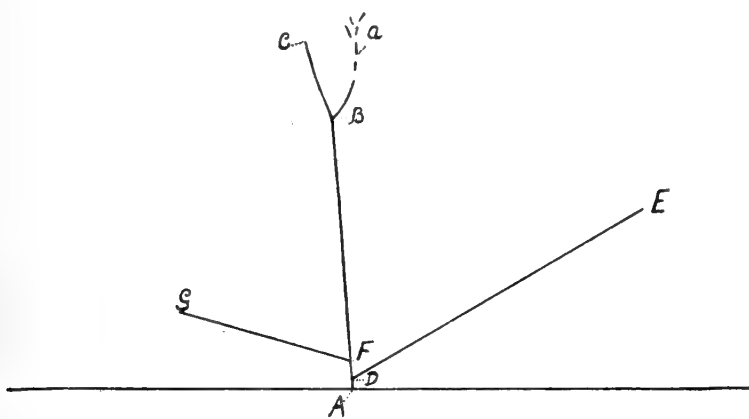


Fig. 1. Stengel van de normale *Eigenheimer*.

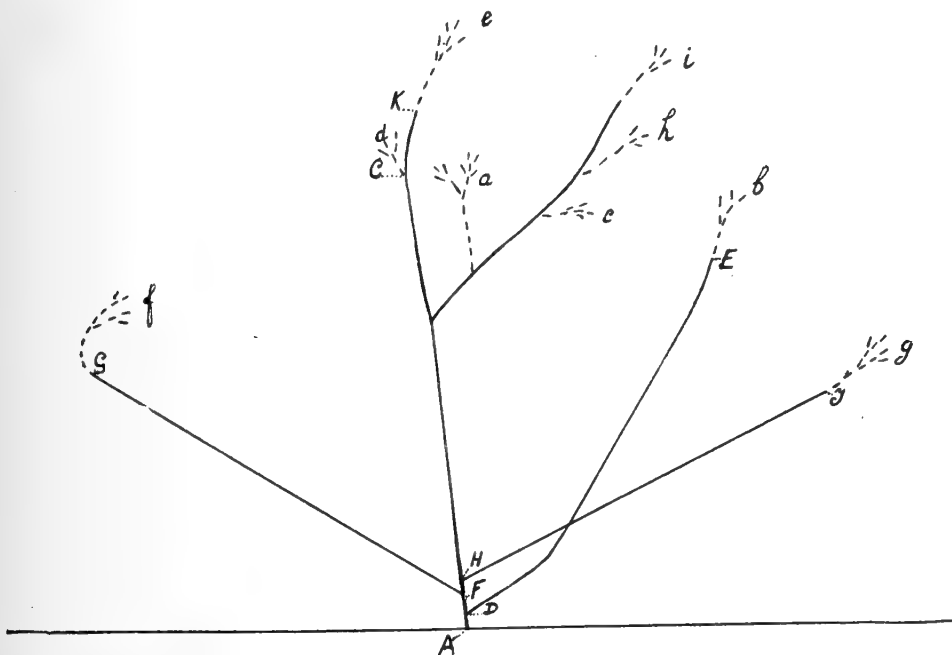


Fig. 2. Stengel van de *Mannetjes-Eigenheimer*.

Normale plant.	Mannetje.
$AB = 45 \text{ c.M.}$ } Hoogte der plant zon- $AC = 60 \text{ c.M.}$ } der bloem. $DE = 56 \text{ c.M.}$ $FG = 28 \text{ c.M.}$ Bloemtros a uitgebloeid.	$AB = 52 \text{ c.M.}$ $AC = 76 \text{ c.M.}$ $DE = 68 \text{ c.M.}$ $FG = 65 \text{ c.M.}$ $HI = 68 \text{ c.M.}$ $AK = 84 \text{ c.M.}$ } Hoogte der plant zon- der bloem. a = uitgebloeid. b, c, d = uitgebloeid. e = 2 bloemen, overige uitge- bloeid. f, g, h, i, = bloemen en bloemknoppen

Aanvankelijk is tusschen de gewone *Eigenheimer* en de *mannetjes* weinig verschil. De gedeelten AB, AC, DE en de bloemtros a vertoonen voor en tijdens den bloei groote overeenkomst en de verschillen, die er tusschen deze deelen bestaan, vallen binnen de grenzen der modificaties. Na den bloeitijd der normale planten evenwel worden de *mannetjes* meer en meer opgemerkt, doordat ze a. h. w. er nog een verdieping bijmaken en meer bloemtrossen vormen, terwijl de gewone planten weinig meer groeien.

Doordat de mannetjes een goede opbrengst geven, hebben verschillende landbouwers deze planten uitgezocht en vermeerderd. Het bleek dan, dat de kenmerken van het loof weer te voorschijn kwamen. Ook de stolonen, wortels en knollen vertoonden weer dezelfde eigenschappen, alleen echter met dit verschil, dat de opbrengst nu niet hooger was dan van de gewone *Eigenheimer*. De vraag rijst, hoe het komt, dat de grootere opbrengst, die men het eerste jaar had waargenomen, toen de mannetjes stonden temidden van de gewone *Eigenheimers*, niet optreedt, wanneer ze naast elkaar worden verbouwd. Hiervoor diene men te bedenken, dat de knollen op zoodanigen afstand worden gepoot, dat de planten reeds korten tijd na opkomst elkaar beconcurreren wat voedsel en licht betreft, zoodat ze niet hun maximale ontwikkeling bereiken. Wanneer de *mannetjes* staan temidden van de gewone *Eigenheimers*, krijgen ze gedurende het laatste gedeelte van hun groei de volle beschikking over den grond en het licht. En aangezien de aardappelplant juist in het laatste gedeelte van den groei nog aanmerkelijk

vooruitgaat in opbrengst aan knollen, is het dus begrijpelijk, dat dergelijke *mannetjes* een hooge opbrengst geven. Worden evenwel de *mannetjes* naast elkaar verbouwd, dan vervallen deze gunstige groeiomstandigheden en blijft de opbrengst per plant ook kleiner.

Wanneer men den aardappelverbouwers vraagt naar den oorsprong van de *mannetjes*, kan men algemeen vernemen, dat ze „vanzelf” ontstaan. Er is hun geen enkele variëteit bekend, die eenigszins op de *mannetjes* lijkt. Bovendien treden ze, ondanks nauwkeurig verwijderen, elk jaar weer opnieuw op. Ook zijn er talrijke gevallen bekend, dat in stamselecties, die zorgvuldig werden uitgevoerd, plotseling enkele *mannetjes* optraden.

## 2. B l a u w e E i g e n h e i m e r.

Deze vorm zou zijn ontstaan uit de gewone *Eigenheimer*. In 1905 werd door T. K. GROENEVELD te Beetgum een plant gevonden, waaraan behalve enkele geelgekleurde knollen ook een tweetal blauwviolette voorkwamen, die als merkwaardigheid werden nageteeld. Gedurende den geheelen groei kwamen de planten volkomen overeen met de gewone *Eigenheimer*. Bij 't rooien bleek, dat de kleur der knollen weer blauwviolet was. In 1909 werden deze aardappelen gekocht door J. TUININGA te Beetgum, aangezien de knollen met blauwviolette schil zeer gewild zijn voor den handel op Amsterdam. Deze toevalligheid is oorzaak geweest, dat de *blauwe Eigenheimer* thans algemeen verbreid is. Volgens het oordeel der praktijk is het eenige verschil van de *blauwe Eigenheimer* met de *gele Eigenheimer* het verschil in kleur der schil. Wel is waar hoort men een enkele maal verkondigen, dat ook nog in andere eigenschappen kleine verschillen zouden voorkomen, doch gezien de groote modificeerbaarheid kunnen dergelijke meeningen zeer gemakkelijk post vatten. In al deze jaren bleef de blauwviolette kleur der knollen bewaard. Sporadisch worden hier en daar in de *blauwe Eigenheimer* gele knollen gevonden, die weer de gewone *Eigenheimer* geven. (Zie voor de kleur de plaat, knol C).

## 3. B o n t e b l a u w e E i g e n h e i m e r.

Deze vorm, gevonden door TH. F. DIJKSTRA, te Beetgumermolen, bezit een lichtblauw violetgekleurd topeinde, terwijl ook het naveleinde eenigszins blauwviolet is aangelopen. Het daartusschen gelegen gedeelte is geel van kleur. (Zie gekleurde plaat, knol D). Het loof van dezen vorm is minder ontwikkeld; de blaadjes zijn niet egaal groen van kleur. (Zie verder hoofdstuk IV).

#### 4. Bruine Blauw kop.

In 1920 werden door H. v. D. WAL te Engelum in een veld *blauwe Eigenheimers*, knollen gevonden, die gedeeltelijk blauwviolet, gedeeltelijk bruingeel waren. Het blauwviolet, dat lichter is dan van de *blauwe Eigenheimer*, kwam in hoofdzaak voor aan den top; het overige gedeelte was bruin met geleidelijke overgangen naar blauwviolet. De planten hiervan afkomstig gaven in '21, '22 en '23 soortgelijke knollen. De overige eigenschappen komen overeen met die van de *blauwe* en *gele Eigenheimer*.

#### 5. Bruine Eigenheimer.

Eenige jaren geleden kwam op het variëteitsproefveld van wijlen J. BERGSTRA te Beetgumermolen een *bruine Eigenheimer* voor. Deze was afkomstig van een verbouwer, die bij 't rooien van de *gele Eigenheimer*, enkele bruingekeurde knollen had gevonden. Behalve in kleur van den knol werd geen ander verschil waargenomen met de *gele* of *blauwe Eigenheimer*. (Zie plaat, knol B).

Door H. v. D. WAL werd in 1920 in een veld *blauwe Eigenheimers* een soortgelijke knol gevonden. Bij nabouwen trad deze bruine kleur in '21, '22 en '23 weer op. De *bruine Eigenheimers*, die destijds door den heer BERGSTRA zijn verbouwd, schijnen verdwenen te zijn. Voorzoover ik me kan herinneren, kwamen deze geheel overeen met den later gevonden bruinen knol. De kleur van deze is niet vrij van een eenigszins violette tint; in de lenticellen komt een smalle ring voor van enkele cel-lagen breedte, die blauwviolet is. Zie voor de kleur Plaat I rechts boven. In 1922 werd door P. LAVERMAN te Menaldum in de gewone *Eigenheimer* een plant gevonden met bruine knollen. Deze gaf in '23 wederom bruine knollen.

#### 6. Besdragende Eigenheimer.

In 1914 werden door R. A. IJPEY te Ferwerd een 20-tal planten genomen als uitgangsmateriaal voor stamboomteelt. Na verloop van eenige jaren bleven hiervan een 3-tal stammen over. Een dezer stammen vertoont de merkwaardigheid, dat in sommige jaren bijna alle planten kleine bessen vormen, waarin echter gewoonlijk geen zaad voorkomt. De beide andere stammen, die eenige jaren naast deze zijn verbouwd onder dezelfde omstandigheden, vertoonden dit verschijnsel niet.

#### 7. Late rijkbloeiende Eigenheimer.

Door M. E. v. D. MEER te Oude Bildtzijsl werd in 1917 met het selecteren van *Eigenheimers* begonnen. In 1919 waren nog enkele stammen

overgebleven. Eén van deze vertoonde de merkwaardigheid, dat ze iets vroeger begon te bloeien dan de gewone *Eigenheimers*. Verder was de bloei ook veel rijker, doordat aan de trossen meer bloemen zaten. De bloei duurde verder ook langer, terwijl de planten later afstierven dan de gewone *Eigenheimer*. Alle planten vertoonden deze eigenschap; ook in 1920 en '21 kwamen dezelfde kenmerkende verschillen te voorschijn. Overigens deed ook deze vorm geheel aan de gewone *Eigenheimer* denken. Wegens het in sterke mate optreden van de mozaïekziekte is deze vorm later opgeruimd.

#### 8. Niet bloeiende vorm.

Door G. A. v. D. WAAL te Klaaswaal werd een stam gevonden, die geen bloemen geeft; deze eigenschap treedt telken jare weer te voorschijn.

#### 9. Loofkelken.

Door P. J. WASSENAAR te Finkum werd in 1910 een plant gevonden, die in plaats van een witgekleurde bloemkroon, bloemen vertoonde, waarvan de kroon groen was aangelopen; de kelkslippen hadden het voorkomen verkregen van een klein blaadje. Een soortgelijke plant werd in 1919 gevonden door J. G. TERPSTRA te Menaldum.

Beide planten werden opgemerkt in een gewas *Eigenheimer*. In beide gevallen trad de eigenschap volgende jaren weer op. Andere verschillen met de gewone *Eigenheimer* werden niet gevonden. Zie verder afbeelding 3, die in 1922 werd gemaakt van een plant, oorspronkelijk afkomstig van TERPSTRA. Het rechtsche exemplaar is van de normale bloem van de *Eigenheimer*; de bloemkroon is zuiver wit. Bij de zich hieronder bevindende knoppen ziet men de betrekkelijk kleine kelkslippen. De linksche afbeelding vertoont rechtsboven de openstaande bloem van den loofkelk. De kroon is iets kleiner, de kleur minder helder. Verder ziet men 5 losse blaadjes met nerven als van een gewoon blad, die de plaats van de kelk innemen. Onder de open bloem ziet men nog enkele knoppen, met dezelfde merkwaardige kelk, terwijl in tegenstelling met de knoppen van de normale bloemen de kleur hier niet wit is, doch wat groen aangelopen. In 1923 bleek 2 à 4 weken na den bloei, dat sommige bloemstengels waren doorgegroeid en 3 à 5 enkelvoudige blaadjes bezaten; als vaste regel beginnen na het afvallen der bloemen de bloemstengels te verdorren.

De volgende vormen, 10—12, zijn verzameld door PROF. QUANJER te Wageningen.

## 10. Bontbladige Eigenheimer.

In 1916 werd te Cornjum een plant gevonden, die behalve normale bladeren er ook eenige bezat, die geelbont waren. Enkele blaadjes of gedeelten van blaadjes waren lichtgeel (vrij van chlorophyl), andere geheel of gedeeltelijk geelgroen, met overgangen naar normaal groen, al



Fig. 3. Links bloemtros van de *loofkelk*, rechts van de *normale Eigenheimer*.

naar gelang het aantal cellagen, dat chlorophyl bevatte. De knollen van deze plant gaven het volgend jaar drieërlei planten, nl. normale planten, planten die geheel vrij waren van chlorophyl en planten, die weer bontbladig waren. De exemplaren, die vrij waren van chlorophyl gingen, nadat het reservevoedsel van den poot aardappel was opge-

teerd, te gronde. De normale bleven normaal, de andere splitsten zich weer op overeenkomstige wijze als de eerste plant.

#### 11. T o m a t e n b l a d.

Deze vorm is gekenmerkt door smalle, grijsgroene, kleine blaadjes. Het blad doet wat den vorm betreft bij oppervlakkige beschouwing denken aan een tomatenblad. In 1923 trad aan een dergelijke plant één blad op van normalen vorm en grootte.

#### 12. V o r m m e t d o c h t e r k n o l l e n.

Deze planten vertoonen de eigenaardigheid, dat bij 't rooien een gedeelte der knollen uitwassen of nieuwe knollen bezitten. Of deze eigenschap elk jaar even sterk naar voren komt mag worden betwijfeld, aangezien ik in 1923 geen noemenswaard verschil kon vinden met andere *Eigenheimers*.



Fig. 4. Links *goudrand*-bladeren, rechts *normale* bladeren.

#### 13. G o u d r a n d j e s.

De *goudrandjes* vertoonen weinig gelijkenis met de *Eigenheimer*. De planten blijven lager, de bladeren zijn meer gedrongen en naar beneden gebogen; de blaadjes zijn korter en dieper generfd. De planten bloeien zeer weinig. Langs de zijden der blaadjes bevindt zich een lichter gekleurd gedeelte, dat zich als een geelgroene, nu eens smaller dan

weer breeder, rand voor doet. De vorm van het blad is duidelijk te zien in fig. 4 links. Van den habitus kan men zich een voorstelling maken door fig. 15. De twee planten aan den linkerkant zijn normale planten, de andere vier (twee kleinere op den voorgrond, twee grootere daarachter) zijn *goudrandjes*. De *goudrandjes* werden voor 't eerst opgemerkt in 1920 door J. TUININGA te Beetgum in een gewas *Eigenheimer*. De eigenschappen kwamen in 1921, '22 en '23 weer duidelijk te voorschijn. De *goudrandjes* loopen in 't voorjaar later uit. Zie verder hoofdstuk IV.

#### 14. Lichte stam Groenewegen.

Bij J. L. GROENEWEGEN te St. Maartensdijk, werden een 20-tal jaren geleden door A. v. LUYK een aantal planten uitgezocht voor stamselectie. Een van deze stammen wordt thans in 't groot door GROENEWEGEN verbouwd. De kleur van deze planten is lichter dan van de gewone *Eigenheimer*. Op de blaadjes komen lichter en donkerder veldjes voor, die doen denken aan aantasting door mozaïekziekte, doch hiervan ook weer aanmerkelijk verschillen. De knollen zijn duidelijk langer dan van de gewone *Eigenheimer*, de opbrengst is hooger.

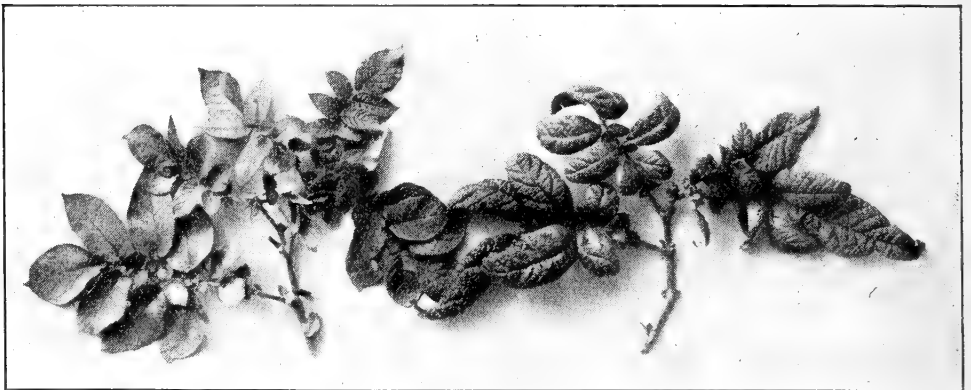


Fig. 5. Links normale, rechts frambozen-bladeren.

#### 15. Frambozenblad.

In den zomer van 1922 werd door TH. F. DIJKSTRA te Beetgumermolen een plant opgemerkt met langgerekte diepnervige blaadjes, die lepelvormig naar beneden waren omgebogen. In fig. 5 zijn een normaal blad en een frambozenblad afgebeeld. Nadere bijzonderheden worden in een volgend hoofdstuk behandeld.



16. *Eigenheimer* met oneffen blad.

Bij een proef in 1922, waarvoor een 100-tal knollen in twee helften werden gesneden en op nummer uitgepoot, bleek, dat de planten afkomstig van een bepaalden knol beide bladeren vertoonden, die minder vlak waren dan die van de gewone *Eigenheimer*. Het gedeelte van het blad, gelegen tusschen de zijnerfen is zwak gebogen op dezelfde wijze als bij sommige variëteiten b.v. *Triumph* en *de Wet* voorkomt. Deze eigenschap trad in '23 weer op.

17. *Eigenheimer* met korter stolon.

De drie bovengenoemde stammen van IJPEY zijn in 1921 en '22 nauwkeurig vergeleken met *Eigenheimers* van een anderen verbouwer, welke bij de keuring te velde in de hoogste rubriek waren gebracht; potergrootte, bewaring, voorkieming enz. werden zooveel mogelijk gelijk genomen. Een der stammen van IJPEY vertoonde hierbij twee jaar aaneen de eigenschap, dat hij iets forscher van loof was dan de andere *Eigenheimers* en dat hij enkele dagen later afstierf. Bij 't rooien bleek, dat de knollen dichter bij de stengels zaten dan bij de anderen. Het aantal knollen per plant was iets geringer, het gewicht per knol in doorsnee iets hooger; de totaalopbrengst was beide jaren het hoogst.

18. Hooge en lage *Eigenheimer*.

Van een aantal stammen bij J. G. TERPSTRA te Menaldum, J. TUNINGA te Beetgum en op het kweekveld te Engelum, bleek dat enkele hooger groeiende planten gaven. In 't algemeen rijpten de hooge stammen iets later dan de lage. Waarschijnlijk komen hierbij ook nog tusschenvormen voor.

19—21. Door S. R. FABER te Minnertsga, E. KOOI te Vrouwbuurstermolen en Tj. TJAARDA te Marssum zijn in 1923 planten gevonden met afwijkingen in ontwikkeling en bladvorm. Aangezien deze planten nog niet zijn nagebouwd, worden nadere bijzonderheden achterwege gelaten.

§ 2. *Roode Star*

Korte variëteitsbeschrijving. De *roode Star* is gewonnen door den kweeker G. VEENHUYZEN te Sappemeer uit een kruising van *Prof. Wohltmann*  $\times$  *Erica*. Ze vertoont een vrij groote loofontwikkeling. De stengel is fors en donker van kleur; hij is vrij sterk rood aangelopen; ook de bladstelen en nerven vertoonen deze roode kleur, hoewel in iets mindere mate. Tusschen de nerven is het

blad donkergroen. De bloei is middelmatig rijk; bessen worden niet gevormd <sup>1)</sup>. De *roode Star* heeft een langen groeitijd en behoort tot de zeer late variëteiten. De knollen zijn roodviolet van kleur. De vorm is min of meer langwerpig rond; de oogen liggen tamelijk diep (zie Plaat, knol I). Het vleesch is geel van kleur; het zetmeelgehalte is hoog

Verscheidene vormen in de *roode Star*. In den loop der jaren zijn in de *roode Star* verschillende vormen gevonden. Enkele hiervan hebben een groote verbreiding verkregen; andere daarentegen hebben slechts geringe bekendheid verworven.

#### 1. Bonte roode Star.

De *bonte roode Star* heeft haar naam te danken aan de kleur der knollen. (Zie Plaat, E en F). Het rood kan meerdere of mindere uitbreiding krijgen; het komt vooral voor bij de oogen, waar de vlek allerhande grillige vormen kan aannemen. Opmerkelijk is, dat het gedeelte, dat het oog aan de onderzijde begrenst, steeds rood van kleur is. Het overige gedeelte van den knol is lichtgeel. Het loof en de bloemkroon zijn iets lichter van kleur dan van de gewone *roode Star*. Dit verschil is echter zóó klein, dat het alleen opvalt, wanneer beide vormen naast elkaar onder gelijke omstandigheden worden verbouwd. In tegenstelling met de *Eigenheimer*, waar voor zoover bekend, slechts éénmaal een blauwviolette knol werd aangetroffen, zijn bij de *roode Star* meer gevallen bekend geworden, dat *bonte roode Star* werd gevonden. Geheel onafhankelijk van elkaar zijn o. a. *bonte roode Star* geteeld, door: JOH. BIERMA, Hallum; J. F. BOTMA, Engwierum; M. D. DIJT, Texel; G. LOLKEMA, Menaldum; P. KOOPMANS, Tzum; J. A. WIERDA, Cornjum; M. E. v. D. MEER, Oude Bildtzijl; A. SINNEMA, Dronrijp; K. J. JENSMA, Hijum; PROF. SPRENGER, Wageningen en J. JANSSEN, Wageningen.

De wordingsgeschiedenis van deze vormen is verschillend. Nu eens ging men uit van een roodbonten knol, dien men vond in de gerooide aardappelen, een andermaal vond men een roodbonten knol aan een plant, die overigens geheel roode gaf, een derde maal ontdekte men een plant, die uitsluitend roodbonte knollen leverde. Een variëteit, die eenigszins op de *bonte roode Star* lijkt, is niet bekend.

#### 2. Witte roode Star.

Door J. P. WIERSMA te Leeuwarden werd eenige jaren geleden een

<sup>1)</sup> Slechts twee gevallen zijn mij bekend, dat een bes werd gevonden. Zelf heb ik deze nooit opgemerkt, niettegenstaande de vele duizenden planten, die mij tijdens de keuringen te velde onder oogen kwamen.

witte knol gevonden in een partij *roode Star*. Uitgaande van de gedachte, dat in jaren, dat *Phytophthora infestans* veelvuldig is opgetreden een geringe aantasting van den knol beter zou zijn waar te nemen onder een witte schil dan onder een roode, werd deze knol het volgend jaar uitgepoot. Bij het rooien bleek, dat de knollen wederom wit waren. Aangezien later zwartbeenigheid in deze *witte roode Star* optrad, zijn ze alle opgeruimd. Door J. F. BOTMA te Engwierum werd in een gewas *bonte roode Star* een witte knol gevonden, die bij vegetatieve vermeerdering wederom witte knollen gaf. Wegens sterke aantasting door mozaïekziekte werden deze later opgeruimd. Dezelfde verbouwer vond in 1922 wederom een witten knol. Deze gaf in 1923 op het kweekveld te Engelum een zeer kleine plant, vrij van anthocyaan, en met kleine witte knollen.

3. Groene roode Star met kleine lichtgele vlekjes op den knol.

Door JOH. BIERMA te Hallum werd in 1918 een plant gevonden, waarvan het loof groen van kleur was. In 't begin zijn de stengels bijna vrij van anthocyaan, later worden ze iets rood gekleurd. Bij 't rooien leverde deze plant rood gekleurde knollen met kleine lichtgele vlekjes (zie Plaat, afb. H). Deze knollen gaven de volgende jaren weer dergelijke planten.

4. Groene roode Star met grootere lichtgele vlekjes op den knol.

Eveneens gevonden door J. BIERMA te Hallum. In het loof is geen verschil te vinden met de vorige. De knollen zijn rood van kleur met duidelijk lichtgele vlekken onder de oogen. De grootte der witte vlekjes loopt op denzelfden knol en bij verschillende knollen uiteen. Ook tusschen de oogen komen soms lichte vlekjes voor (Plaat, afb. G). Het verschil tusschen dezen vorm en den vorigen is zeer gering.

5. Groene roode star met geringe ontwikkeling.

Op het kweekveld der Friesche Maatschappij van Landbouw werd een *groene roode Star* gevonden, die wat kleur van loof en knollen betreft overeenkomt met No. 3. De ontwikkeling van het loof en de opbrengst zijn evenwel aanmerkelijk minder, terwijl de plant ook vroeger afsterft.

6. Hooge roode Star.

Door TH. F. DIJKSTRA werden in 1921 een aantal planten uitgezocht.

In 1922 kwamen de knollen hiervan op kleine veldjes van 15 à 25 stuks. Op één dezer veldjes werden de planten pl.m. 15 c.M. hooger dan op andere. Ze waren pl.m. 14 dagen later rijp dan alle overige veldjes. De omstandigheden van ontwikkeling waren voor alle veldjes zorgvuldig gelijk genomen.

#### 7. V o r m m e t o n e f f e n b l a d.

Door J. ZIJLSTRA te Pietersbierum werd in 1922 een plant gevonden, waarvan de blaadjes een eenigszins oneffen oppervlak vertoonden, op gelijksoortige wijze als bij de variëteiten *Triumph* en *de Wet*. Bij nabouw in 1923 trad deze eigenschap weer op.

#### 8. H o o g r o o d e r o o d e S t a r.

Reeds bij het uitzoeken van verschillende planten *roode Star* in 1915 was het IJ. D. v. D. WERFF te Hallum opgevallen, dat één der stammen een zeer donkere kleur vertoonde in 't loof en in de knollen. In de volgende twee jaren trad deze eigenschap weer op. In 1917 werden de knollen van deze planten sterk aangetast door de *Phytophthora infestans*, reden waarom zij werden opgeruimd. Thans zijn M. D. DIJT op Texel en D. R. DE JONG te Wijnaldum in het bezit van zeer donkere stammen; of deze identiek zijn met die van v. D. WERFF is thans niet meer na te gaan.

#### 9. D o n k e r e r o o d e S t a r.

Behalve den intensief gekleurden vorm, komt nog een vorm voor, die vrij donker van kleur is en bekend staat onder den naam van *donkere roode Star*. Deze is door enkele verbouwers onafhankelijk van elkaar door stamselectie verkregen. De bladeren zijn wat breeder en vlakker, de planten wat later rijp dan van de *roode Star* genoemd onder 11. Het is evenwel zeer de vraag of al deze stammen aan elkaar gelijk zijn. De stam 30 van S. R. SIPMA te Engwierum en de stammen van IJ. D. v. D. WERFF schijnen donkerder dan die van A. M. HOEKSTRA te St. Jacobi Parochie en anderen. Bij J. G. TERPSTRA deed zich een geval voor, dat één der donkere stammen veel meer bladrol vertoonde dan de andere, hoewel ze steeds onder gelijke omstandigheden hadden verkeerd (zie blz. 79). Stam 30 van S. R. SIPMA vertoonde in 1922 op alle plaatsen een sterke aantasting door het „vuur”, terwijl andere *roode Star* onder dezelfde omstandigheden vrij bleven (zie blz. 81). Het is dus niet onmogelijk, dat bij nader onderzoek zal blijken, dat tusschen de hier genoemde donkere stammen nog verschillen voorkomen. Van één is dit bekend, n. l. stam III HOEKSTRA.

#### 10. Late donkere roode Star.

Van een viertal donkere stammen, verbouwd door A. M. HOEKSTRA te St. Jacobi Parochie, is stam No. III steeds later rijp dan stam No. I, II of IV.

#### 11. Lichte roode Star.

Hiertoe behooren verreweg het grootste gedeelte van de *roode Star*. Het voornaamste kenmerk hiervan is, dat ze lichter van kleur zijn dan de donkere en ook smaller van blad; op de blaadjes komen lichte vlekjes voor, waardoor een mozaïekachtig uiterlijk wordt verkregen. Nu zijn evenwel lang niet alle lichte stammen aan elkaar gelijk. Het langst zijn nagegaan „stam v. d. Meer” en „stam 28 Sipma”. Hierbij bleek, dat de lichter gekleurde vlekjes bij stam v. d. Meer kleiner doch talrijker zijn, dan bij stam 28 Sipma. De ontwikkeling van de plant is kleiner; de opbrengst aan groote knollen was bij een drietal proeven respectievelijk 94,2%, 93,3% en 96,5% van die van stam 28 Sipma. Waar evenwel nog niet met zekerheid is uitgemaakt of bij de lichte stammen al of niet *mozaïekziekte* in 't spel is, worden deze gegevens met de noodige reserve medegedeeld. Ook de latere ontdekkingen van QUANJER, dat verschillende „typen” van mozaïekziekte kunnen worden onderscheiden, maakt dit punt zeer moeilijk. Tegen het aannemen van mozaïekziekte pleit, dat de donkere stam 30 van Sipma, bij de twee eerste van de zoo-even aangehaalde proeven een opbrengst gaf van respectievelijk 90,2% en 92,6% van die van stam 28. Ook bij andere proeven gaven de lichte stammen meer dan de donkere, zoodat, indien we zouden aannemen, dat mozaïekziekte in 't spel is, we voor de vraag kwamen te staan of deze ziekte de opbrengst kan verhoogen.

#### 12. Verschil in bloemkleur.

Bij donkere stammen *roode Star* van J. G. TERPSTRA en A. M. HOEKSTRA scheen verschil voor te komen in intensiteit der bloemkleur. Aangezien de kleur ongelijkmatig over de kroonbladeren is verdeeld, terwijl de intensiteit afhangt van den leeftijd van de bloem en van de uitwendige omstandigheden, is een klein verschil niet met zekerheid te constateren. Onafhankelijk van mijne waarnemingen werd echter ook door anderen hetzelfde opgemerkt.

### § 3. *Bravo*

Korte variëteitsbeschrijving. De *Bravo* is afkomstig van een kruising van *Zeeuwsche Blauwe* × *Wilhelm Korn* en ge-

wonnen door G. VEENHUYZEN te Sappemeer. Deze variëteit is gekenmerkt door een lichtgroene kleur van stengel en blad, waardoor ze gemakkelijk van andere variëteiten is te onderscheiden. De planten bereiken een middelmatige ontwikkeling. De *Bravo* maakt weinig bloemen; deze zijn lila van kleur; bessen worden niet gevormd. De tijd van rijpen is tamelijk laat. De opbrengst is goed, maar niet bepaald hoog te noemen; de knollen blijven middelmatig van stuk. De knol is rond, met middeldiepe oogen en geel van kleur. Het vleesch is geel. De *Bravo* is een uitstekende consumptieaardappel en als zoodanig zeer gewild.

Versc h i l l e n d e v o r m e n. Sedert haar intrede in de landbouwpraktijk zijn in de *Bravo* verschillende vormen gevonden, die geheel aan deze variëteit doen denken, maar toch in enkele opzichten hiervan meer of minder afwijken. Opgemerkt kan nog worden, dat de *Bravo* niet zoo algemeen wordt verbouwd als de beide vorige variëteiten en dat hierbij betrekkelijk weinig stamselectie is uitgeoefend. De kans op het vinden van een groot aantal verschillende vormen wordt daardoor kleiner.

#### 1. Late groene Bravo.

De landbouwers maken onderscheid tusschen de gewone *Bravo's*, ook welgenoemd *gele Bravo's* en de *groene Bravo's*. De laatsten zijn donkerder van kleur, bloeien later en rijker, terwijl ze ook aanmerkelijk later afsterven. De opbrengst zou iets hooger zijn dan van de *gele Bravo*; de kleur van het vleesch is lichter, de smaak niet zoo goed. Ze schijnen het eerst te zijn geselecteerd door A. BLOK te 's-Gravendeel <sup>1)</sup>. De *groene Bravo* is door vele landbouwers gevonden in de gewone *Bravo*. OORTWIJN BOTJES zag *groene Bravo* optreden in stammen. Ook in eigen stamselecties heb ik hetzelfde opgemerkt. Het is echter niet nagegaan of al deze vormen identiek zijn.

#### 2. Groene Bravo met normalen rijptijd.

In het voorjaar van 1922 ontving ik van wijlen M. NOTENBOOM te de Klundert een 5-tal partijtjes *Bravo*, elk van ongeveer 175 knollen. Elk partijtje was een gedeelte van een stam, afkomstig van één knol in 1919. Gemakshalve worden hier de oorspronkelijke nummers vermeld; deze waren 4, 7, 8, 9 en 10. Alle stammen werden de voorafgaande jaren naast elkaar verbouwd, terwijl ook in 1922 de omstandigheden voor ontwikkeling gelijk waren. Reeds spoedig na opkomst bleek, dat

<sup>1)</sup> Deze mededeeling werd ontvangen van W. B. L. VERHOEVEN te Wageningen.

No. 9 iets donkerder was dan 7, 8 en 10. Later verdween dit verschil weer. Hetzelfde herhaalde zich in 1923.

3. Groene Bravo met vroegen rijptijd.

Van de bovengenoemde stammen was No. 4 het donkerste in kleur. Gedurende den geheelen zomer bleef een groot verschil in kleur aanwezig, vooral met de stammen 7, 8 en 10. De planten bleven in ontwikkeling achter bij die der overige stammen; de tijd van afsterven was enkele dagen vroeger. Afgezien van enkele mozaïekzieke planten was geen enkele ziekte te bespeuren, die de oorzaak zou kunnen zijn van het vroeger afsterven. Ook in 1923 vertoonde deze stam dezelfde verschijnselen. Het tijdstip van afsterven was minder scherp te beoordeelen, aangezien deze stam vrij vroeg werd aangetast door *Phytophthora infestans*.

4. Gele Bravo met laten rijptijd.

Van G. A. v. D. WAAL te Klaaswaal werd in het voorjaar 1923 een aantal gele en groene Bravo ontvangen, die naast elkaar werden uitgepoot. De gele Bravo was op 6 October nog geheel groen, terwijl de groene reeds totaal was afgestorven.

5. Vormen, die in verschillende mate waren aangetast door *Phytophthora infestans*.

Op het proefveld van het CENTRAAL COMITÉ INZAKE KEURING VAN GEWASSEN te Wageningen werden in 1923 zeven stammen van een viertal verbouwers naast elkaar uitgepoot. Gedurende den geheelen groei kwamen tusschen enkele stammen verschillen voor in kleur van het blad en habitus der plant. Een groot onderscheid vertoonde zich later in de aantasting door *Phytophthora infestans*. Op 15 September was de stam van OORTWIJN BOTJES, die gedurende den zomer een fijnere plant liet zien, in het loof geheel aangetast en afgestorven. De stam 10 van NOTENBOOM was nog zoo goed als vrij, terwijl stam 2 van dezelfde herkomst bijna geheel „zwart” was. We zien dus ook hier, evenals in het hierboven medegedeelde geval, verschil in aantasting. De nog niet afgestorven stammen konden, wat hun aantasting betreft, in drie groepen worden gebracht.

Geringe aantasting: Stam 10 NOTENBOOM en stam WESTERHUIS, Oosternieland.

Middelmatige „ stammen 4 en 7 NOTENBOOM en stam v. SLIEDREGT, Dinteloord.

Sterke „ stam 2 NOTENBOOM.

De vier parallelveldjes gaven precies hetzelfde beeld en de stammen waren op de rij af van elkaar te onderscheiden. Aangezien deze proef slechts één jaar werd genomen en de herkomst verschillend was, zou het voorbarig zijn, reeds thans het aantal verschillende vormen precies te willen vaststellen. Dat evenwel bij verschillende stammen ten aanzien van de aantasting door *Phytophthora infestans* onderscheid bestaat, mag als vaststaande worden aangenomen.

#### § 4. Diverse variëteiten

In het voorafgaande zagen we dus het voorkomen van verschillende vormen bij *Eigenheimer*, *roode Star* en *Bravo*. Ook bij andere variëteiten heeft men gevallen gevonden, waarbij aan knopmutatie kan worden gedacht. Verschillende hiervan zullen nader worden medegedeeld.

##### Zeeuwsche blauwe.

1. Uit deze variëteit zijn door den landbouwer KOERT te Wolfaartsdijk de *Zeeuwsche bonte* afgezonderd en vermeerderd.

2. In een gewas *Zeeuwsche blauwe*, afkomstig van een stamselectie van G. BOERMA te Pieterburen, vond ik in 1922 enkele planten, die pl.m. 15 c.M. hooger waren dan de omringende, donkerder van kleur waren, veel rijker bloeiden en later afstierven. Deze planten komen meermalen in *Zeeuwsche blauwe* voor; deze eigenschappen gaan over op een volgend gewas.

3. Door W. G. BOOT te Haamstede is enkele jaren een witvleezige vorm verbouwd van de *Zeeuwsche bonte* (geelvleezig), die echter zeer lage opbrengsten gaf.

##### Paul Kruger.

4. Door OORTWIJN BOTJES werd opgemerkt, dat een bepaalde stam *Paul Kruger* donkerder van kleur was en langer groen bleef.

5. Door denzelfden onderzoeker werd een stam *Paul Kruger* gevonden, die een lichtere bloemkleur vertoonde.

6. QUANJER heeft in *Paul Kruger* een vorm gevonden, die de merkwaardigheid vertoont, dat van bijna alle bladeren de eindblaadjes zijn vergroeid met een of twee der zijblaadjes.

##### Industrie.

7. Bij een bezichtiging van de aardappelvelden van de SAATGUTGESELLSCHAFT te Ebstorf werd een veld *Industrie* gezien met witte bloemen. Deze vorm was gevonden in de gewone *Industrie*, die een lilabloem



heeft. Volgens mededeeling van den directeur DR. HILLER was ook een plant gevonden, waarvan één stengel wit bloeide en de overige lila.

#### W e i s z e R i e s e n.

8. Bij een bezoek aan de aardappelkweekerij van RICHTER te Gardelegen, werd een plant getoond, waarvan twee stengels met blauwe bloemen (wat de gewone bloemkleur is van de variëteit), terwijl één stengel witte bloemen bezat. Op een oppervlakte van 2,5 H.A. waren 4 planten gevonden met twee bloemkleuren.

#### J u b e l k a r t o f f e l.

9. Op dezelfde kweekerij werd ons medegedeeld, dat in de *Jubelkartoffel*, die een lilabloem bezit, planten zijn gevonden met witte bloemen, die deze eigenschap ook bij nabouw vertoonden.

#### V a t e r R h e i n.

10. De GEBR. BÖHM te Groszbieberau in het Odenwald, deelden op een vraag over het voorkomen van knopmutatie mede, dat hun vader in de variëteit *Vater Rhein*, die violette bloemen heeft en roode knollen, een plant vond met enkele stengels met gewone en één stengel met witte bloemen. De witbloeiende stengel gaf witte knollen, de overige gaven roode. Deze eigenschappen traden bij vegetatieve vermeerdering telken jare weer op.

#### E e r s t e l i n g e n.

11. Deze variëteit, afkomstig uit Schotland, waar ze onder den naam van *Mid Lothian Early* bekend staat, heeft de gunstige eigenschap, zeer vroeg te zijn en groote opbrengsten te leveren. Telkens komen planten voor met hooger loofontwikkeling, rijker en later bloei en lateren rijptijd. Niettegenstaande zorgvuldig verwijderen treden ze steeds weer op. Ze vertoonen in gedrag vele punten van overeenkomst met de *mannetjes* in de *Eigenheimer*.

12. Door C. M. v. D. SLIKKE, Rijkstuinbouwconsulent voor Friesland, is in de *Eersteling* een stam gevonden, die van de gewone *Eersteling* afwijkt door een breder blad, doch hiermede overigens geheel overeenkomt.

13. Door QUANJER is een stam verbouwd, waarvan de planten klein blijven, terwijl de blaadjes een witten rand vertoonen; door QUANJER genoemd *Acerbont*.

#### B o l t e r s.

14. Door Schotsche aardappelverbouwers werd mij, bij bezichtiging van aardappelvelden in Schotland, bij verschillende variëteiten (*Great*

Scot, Arran's Chief, Ally) gewezen op forsche hooge planten, met rijker bloei en later rijptijd, die als „bolter” worden aangeduid. Deze planten zouden „vanzelf” ontstaan in verschillende variëteiten. Ze vertoonden in gedrag zeer veel overeenkomst met de *mannetjes* in de *Eigenheimer*, terwijl de naam „bolter” zeker niet minder karakteriseerend is. Naar mij werd medegedeeld worden deze „bolters” wel gebruikt voor het winnen van nieuwe variëteiten uit zaad.

15. Door R. J. DE VROOME te Smilde, die zich reeds sedert jaren heeft bezig gehouden met het kweken van nieuwe variëteiten, werd mij medegedeeld, dat hij aan een zaailing het eerste jaar knollen vond van tweeërlei vorm en dat deze het aanzien gaven aan twee verschillende „variëteiten”.

16. Door J. D. KOESLAG werd mij medegedeeld, dat hij in stamselecties van *Bravo* van WESTERHUIS te Oosternieland een witbloeiende plant heeft gevonden. Deze is nog niet nagebouwd.

#### § 5. Meeningen der practici

Wanneer men aardappelverbouwers vraagt naar den oorsprong der verschillende vormen van *Eigenheimer*, *Roode Star*, *Bravo* of andere variëteiten, krijgt men bijna steeds tot antwoord, dat deze plotseling uit de oorspronkelijke variëteit zijn ontstaan. Dit wordt zoo vanzelfsprekend gevonden, dat men mij menigmaal verwonderd heeft aangezien, wanneer ik de opmerking maakte, dat dit geenszins was *bewezen*. Het is trouwens een algemeen verspreide meening, dat tusschen de gezonde planten van een bepaalde variëteit groote verschillen kunnen voorkomen. Het gevolg is dan ook, dat men in de praktijk spreekt van verschillende „soorten”, „stammen” of „rassen” *Eigenheimer*, *Roode Star*, enz. Voor een gedeelte is dit wellicht een gevolg van het feit, dat men vroeger niet voldoende rekening hield (en ook niet houden kon) met verschillende ziekten; een geringe opbrengst bv., die een gevolg was van mozaïekziekte of bladrolziekte werd zeer gemakkelijk aangezien voor een nieuwe eigenschap van de plant, niet als een gevolg van een aantasting door ziekte. Doch ook nog de laatste jaren, nu men verschillende kwalen nader heeft leeren kennen, is deze gedachte algemeen, terwijl bovendien wordt aangenomen, dat verschillende nieuwe eigenschappen kunnen optreden. Een verkeerde interpretatie van vermengingen en modificaties zal hierbij eveneens een rol hebben gespeeld.

Aan den anderen kant mag niet uit het oog worden verloren, dat de praktijk vaak scherp waarneemt en dat zij, zonder de oorzaak te kennen, de feiten nauwkeurig opmerkt. Bij de uitoefening van stamselectie zal elke verbouwer, behalve op gezond voorkomen van de plant, tevens in meerdere of mindere mate letten op alle overige eigenschappen. Een ernstig selecteur zal, bij de instandhouding van goede stammen, niet alleen rekening houden met ziekten, doch tevens zoeken naar planten, die in alle opzichten uitblinken. Zeer zeker zal men weinig verbouwers vinden, die accoord gaan met de meening, dat alle vegetatieve nakomelingen van een zaailing, afgezien van ziekten, volkomen gelijkwaardig zijn.

---

## VIERDE HOOFDSTUK

### KNOPMUTANTEN EXPERIMENTEEL AANGETOOND

In de beide voorafgaande hoofdstukken zijn verschillende gevallen van knopmutatie vermeld. Deze gegevens hadden betrekking op een groot aantal variëteiten en op zeer uiteenlopende eigenschappen. Sommige waren van dien aard, dat reeds direct kon worden gewezen op eventuele onvolledigheden, bij andere mag met groote waarschijnlijkheid worden aangenomen, dat knopmutatie in 't spel was, terwijl bij enkele twijfel mag worden buitengesloten. Wat de laatsten betreft, denk ik aan mededeelingen van CARRIÈRE, VAN LUYK, MACKELVIE en de bontbladige *Eigenheimer* van QUANJER.

Het wetenschappelijk bewijs voor knopmutatie is pas dan geleverd, wanneer uit één plantendeel, dat van nature een organisch geheel vormt, twee of meer vormen worden gekweekt, welke bij vegetatieve voortplanting blijven bestaan. Tevens moet een dergelijk experiment nog voldoen aan de volgende voorwaarden:

- a. Voor vermeerdering worden gelijkwaardige reproductieorganen gebruikt.
- b. Alle omstandigheden van ontwikkeling moeten gelijk zijn.
- c. Het gebezigde materiaal moet (althans ter beoordeeling van sommige kenmerken) gezond zijn.

#### § 1. *Blauwe Eigenheimer*

SIRKS (60) vermeldde in 1922 een geval, dat aan een stengel van de *blauwe Eigenheimer* naast blauwe knollen ook één gele voorkwam. De blauwe gaven weer blauwe, de gele weer gele. Onafhankelijk hiervan en langs anderen weg kon ik in 1921 hetzelfde aantoonen.

In de *blauwe Eigenheimer* worden af en toe knollen gevonden, die geheel overeenkomen met de *gele Eigenheimer*; de praktijk houdt deze

voor terugslag. Bovendien vindt men een enkele maal knollen, die gedeeltelijk blauw, gedeeltelijk geel zijn. Opmerkelijk hierbij is, dat de grens tusschen blauw en geel zeer scherp verloopt, zoodat het lijkt, alsof een gedeelte van een blauwen knol en een precies daaraan passend gedeelte van een gelen knol bij elkaar zijn gevoegd. In 1920 werden door H. v. D. WAL een aantal dergelijke knollen gevonden. In het voorjaar van 1921 sneed ik deze knollen in verschillende stukken en wel zoodanig, dat telkens één oog kwam in een geel of in een blauw gedeelte. Deze deelstukken werden zorgvuldig bewaard en onder gelijke omstandigheden uitgepoot. Bijna alle deelstukken hebben planten en knollen voortgebracht.

De uitkomst van deze proef was zeer frappant. Een oog, gelegen in een geel gekleurd deelstuk, gaf zonder uitzondering een plant met gele knollen, een oog, gelegen in een blauw deelstuk, zonder uitzondering blauwe. De gele knollen gaven de twee volgende jaren weer gele, de blauwe (met twee kleine uitzonderingen) weer blauwe.

Van een viertal knollen wordt op blz. 56 t/m 59 de kleurverdeling, de wijze van snijden en de vegetatieve nakomelingschap nader weergegeven. Opgemerkt dient nog te worden, dat wegens plaatsgebrek niet alle knollen werden uitgepoot, zoodat het aantal planten in een bepaald jaar wel eens kleiner is, dan het aantal geoogste knollen in het voorafgaande. De knollen van een bepaald nummer werden willekeurig genomen, aangezien geen verschil werd opgemerkt.

Het deelstuk van  $C_{10}$  kon niet kleiner worden gemaakt zonder de opkomst in gevaar te brengen. Dit stuk bevatte 4 oogen liggende in een blauw gedeelte en één oog ( $10a$ ) liggende in een geel gedeelte. Uit  $10a$  is een stolon ontstaan, waaraan de gele knol is gegroeid. Het uitgroeien van een oog tot een knoldragende stolon is reeds door DE VRIES (69) en VÖCHTING (68) bestudeerd.

Van de 8 planten van  $D_3$  gaven er 7 uitsluitend blauwe knollen, samen 166 stuks; de andere plant gaf 21 blauwe knollen en 1 knol, die voor  $\frac{1}{4}$  deel zuiver geel was, terwijl het overige deel blauw was. Deze knol werd gebruikt voor anatomisch onderzoek. Van de 21 blauwe knollen werden er 20 uitgepoot; deze gaven alle weer blauwe. Twee dezer planten weken in 't loof af; we komen hierop bij de mannetjes nog terug.

Van de 8 planten van  $D_6$  gaven er 7 uitsluitend blauwe knollen, samen 144 stuks; de andere plant gaf 21 blauwe en 1 knol, die voor



Fig. 6. Links Knol A, rechts Knol B; beide gedeeltelijk blauw, gedeeltelijk geel.

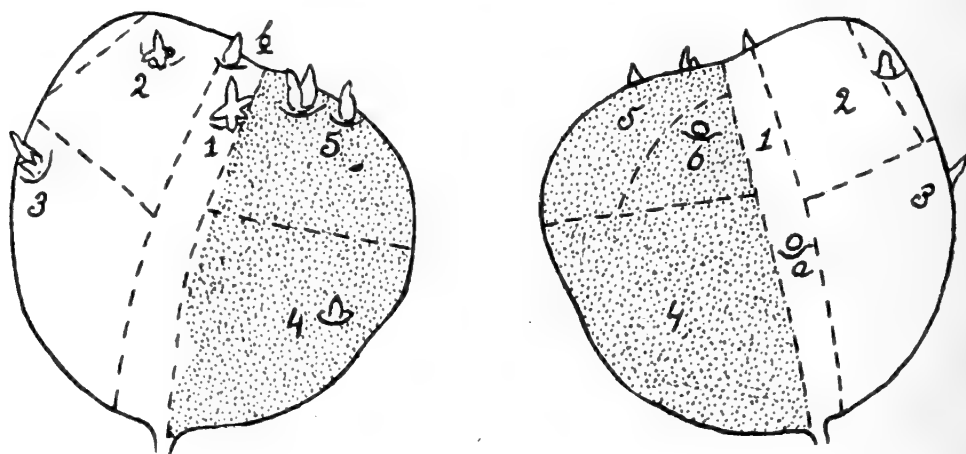


Fig. 8. Knol B, gesneden in 6 deelen.

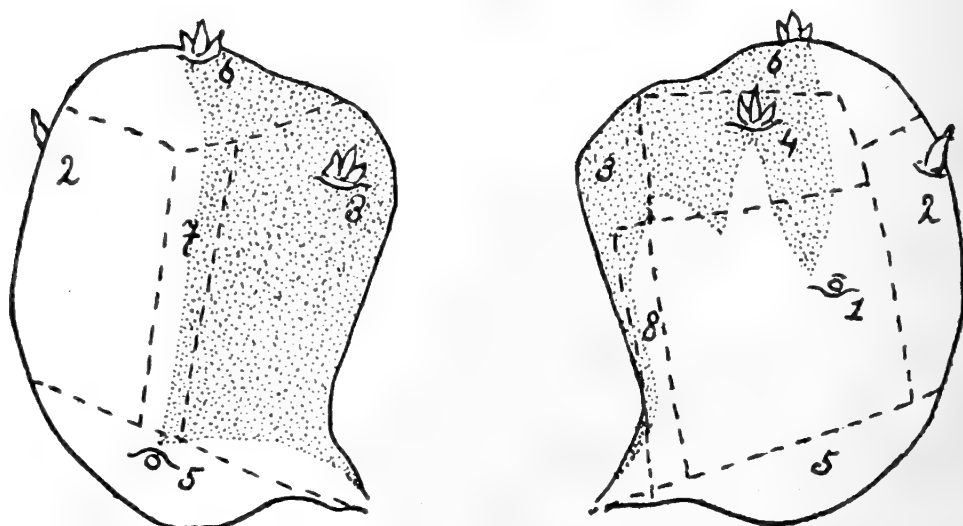


Fig. 11. Knol D, gesneden in 8 deelen.

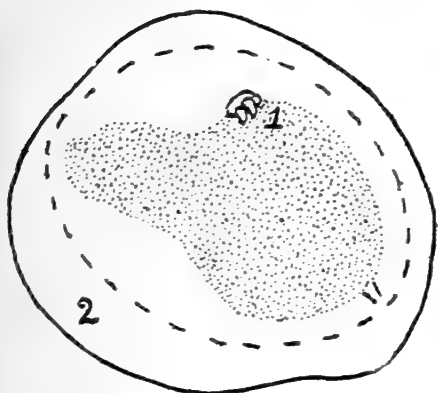


Fig. 7. Knol A, gesneden in tweedeelen.



Fig. 9. Knol C, gedeeltelijk blauw, gedeeltelijk geel.

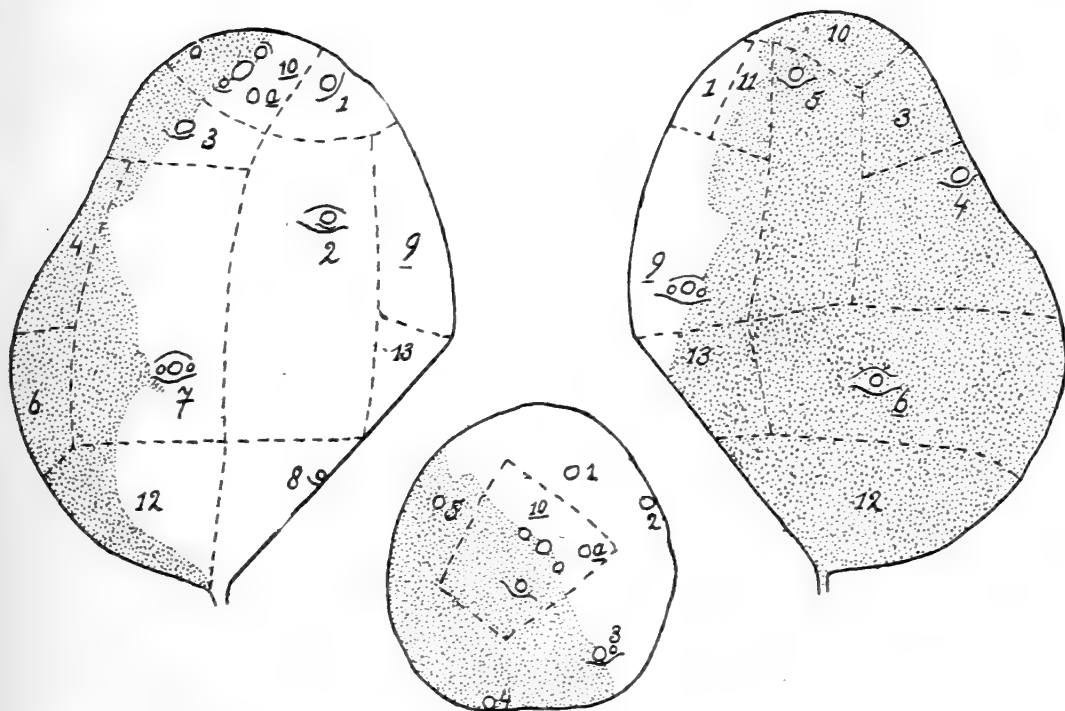


Fig. 10. Knol C, gesneden in 13 deelen.

Gevonden in 1920		Knol A (zie fig. 6 en 7).	
Gesneden in twee stukken: . . . . .		A <sub>1</sub> blauw	A <sub>2</sub> geel
1921 oogst. . . . .		↓ 9 blauw	↓ 25 geel
1922	aantal planten . . . . .	↓ (8)	↓ (8)
	oogst . . . . .	↓ 152 blauw	↓ 195 geel
1923	aantal planten . . . . .	↓ (48)	↓ (48)
	oogst . . . . .	↓ ± 600 blauw	↓ ± 600 geel

Gevonden in 1920		Knol C (zie fig. 9 en 10).			
Gesneden in 13 stukken <sup>1)</sup> : . . . . .		C <sub>1</sub>	C <sub>2</sub>	C <sub>3</sub>	C <sub>4</sub>
1921 oogst . . . . .		↓ 6 geel	↓ 15 geel	↓ 5 geel	↓ 3 blauw
1922	aantal planten . . . . .	↓ (6)	↓ (4)	↓ (4)	↓ (3)
	oogst . . . . .	↓ 143 geel	↓ 92 geel	↓ 54 geel	↓ 59 blauw
1923	aantal planten . . . . .	↓ (40)	↓ (40)	↓ (24)	↓ (28)
	oogst . . . . .	↓ ± 500 geel	↓ ± 500 geel	↓ ± 300 geel	↓ ± 350 blauw

Gevonden in 1920		Knol D (zie fig. 11).		
Gesneden in 8 stukken: . . . . .		D <sub>1</sub>	D <sub>2</sub>	D <sub>3</sub>
1921 oogst . . . . .		↓ 8 geel	↓ 6 geel	↓ 10 blauw
1922	aantal planten . . . . .	↓ (8)	↓ (6)	↓ (8)
	oogst . . . . .	↓ 189 geel	↓ 207 geel	↓ 187 blauw
1923	aantal planten . . . . .	↓ (52)	↓ (52)	↓ 1 geel en blauw
	oogst . . . . .	↓ ± 650 geel	↓ ± 650 geel	↓ (60) ± 750 blauw

<sup>1)</sup> De deelen 11, 12 en 13 zijn niet gepoot.



Gevonden in 1920		Knol B (zie fig. 6 en 8).					
Gesneden in 6 stuk- ken <sup>1)</sup>		B <sub>1</sub>	B <sub>2</sub>	B <sub>3</sub>	B <sub>4</sub>	B <sub>5</sub>	B <sub>6</sub>
	1921 oogst . . . .	↓ 3 geel	↓ 3 geel	↓ 4 geel	↓ 8 blauw	↓ 1 blauw	↓ niet opge- komen
1922 {	aantal planten	(3)	(3)	(4)	(8)	(1)	
	oogst. . . .	↓ 72 geel	↓ 73 geel	↓ 91 geel	↓ 145 blauw	↓ 32 blauw	
1923 {	aantal planten	(60)	(20)	(40)	(60)	(20)	
	oogst. . . .	↓ ± 750 geel	↓ ± 250 geel	↓ ± 500 geel	↓ ± 750 blauw	↓ ± 250 blauw	

Knol C							
C <sub>5</sub>	C <sub>6</sub>	C <sub>7</sub>	C <sub>8</sub>	C <sub>9</sub>	C <sub>10</sub>		
↓ 2 blauw	↓ 7 blauw	↓ 12 geel	↓ 8 geel	↓ 5 geel	↓ 6 blauw	↓ 1 geel	
(2)	(7)	(8)	(4)	(4)	(6)	(1)	
↓ 40 blauw	↓ 218 blauw	↓ 139 geel	↓ 74 geel	↓ 91 geel	↓ 179 blauw	↓ 20 geel	
(20)	(36)	(36)	(36)	(42)	(36)	(20)	
↓ ± 250 blauw	↓ ± 400 blauw	↓ ± 400 geel	↓ ± 400 geel	↓ ± 525 geel	↓ ± 450 blauw	↓ ± 250 geel	

Knol. D			
D <sub>4</sub>	D <sub>5</sub>	D <sub>6</sub>	D <sub>7</sub> D <sub>8</sub>
↓ 4 blauw	↓ 17 geel	↓ 11 blauw	niet opgekomen
↓ (4)	↓ (12)	↓ (8) c)	
↓ 113 blauw	↓ 265 geel	↓ 165 blauw + 1 geel en blauw	
↓ (60)	↓ (23)	↓ (60)                      ↓ (1)	
↓ ± 750 blauw	↓ ± 285 geel	↓ ± 750 blauw   7 blauw + 9 geel	

<sup>1)</sup> De oogen 1a en 1b zijn weggelaten.

ongeveer de helft geel en overigens blauw was. Deze knol werd in z'n geheel uitgepoot en gaf zuiver blauwe (7) en zuiver gele (9).

In 1922 werd dezelfde proef herhaald met een 8-tal knollen, die ik had ontvangen van J. TUININGA te Beetgum. Ook hier leverden de deelstukken knollen van dezelfde kleur. Een terugslag, zooals bij D<sub>3</sub> en D<sub>6</sub> werd in 1923 niet gevonden. In 1923 werd een 12-tal knollen, die gedeeltelijk blauw, gedeeltelijk geel waren, zonder vooraf te snijden uitgepoot. Deze gaven grootendeels opbrengsten met zuiver gele en zuiver blauwe knollen; knollen, waarvan de top overwegend geel was, gaven in twee gevallen uitsluitend gele knollen, waarschijnlijk omdat de oogen in een blauw gedeelte niet tot ontwikkeling kwamen; hetzelfde geldt ook voor knollen, waarvan de top blauw van kleur was.

## § 2. *Mannetjes Eigenheimer*

De *mannetjes Eigenheimer* ontstaan „vanzelf” zooals het in de praktijk heet en ieder, die zich met stamselectie van de *Eigenheimer* heeft bezig gehouden, weet dit bij ondervinding. Ik zou me dus ontslagen kunnen achten hiervoor nog nadere bewijzen te leveren. Een drietal proeven wil ik hier echter nog mededeelen, omdat deze van het begin tot het eind zoo nauwkeurig mogelijk zijn uitgevoerd en omdat deze in het vervolg nog even zullen worden aangehaald.

In 1920 werd begonnen met stamselectie. Van de 6 stammen, die in 1923 nog over waren, vertoonde No. 6 op de 500 planten 7 *mannetjes*.

In 1922 werd door H. v. D. WAL op het Kweekveld der Friesche Maatschappij van Landbouw een plant opgemerkt, waarvan één stengel hooger werd, langer bloeide, veel langer groen bleef, kortom geheel het voorkomen had van een *mannetje*. De twee overige stengels waren gewoon. Tegen het afsterven der gewone stengels werd deze plant voorzichtig gerooid. Aan den *mannetjes*stengel kwamen 3 knollen voor, aan de twee gewone stengels zaten 11, terwijl bij 't rooien 6 knollen los waren geraakt van de stolonen. De herkomst van deze was dus verder niet bekend. Verwacht werd, dat deze afkomstig zouden zijn van de gewone stengels, aangezien deze reeds begonnen te rijpen, terwijl bij de *mannetjes* de knollen juist stevig aan de stolonen zaten. Deze knollen gaven in 1923 de volgende planten:

de 3 knollen van den *mannetjes*-stengel gaven 3 *mannetjes Eigenheimer*

de 11 knollen van de gewone stengels gaven 2 <i>mannetjes</i> <i>Eigenheimer</i>	
	en 9 gewone                    „
de 6 losse knollen gaven	6 gewone                    „



Fig. 12. Middelste plant *mannetje*, de twee andere *normale Eigenheimer*.

Het verschil tusschen de *mannetjes* en de gewone *Eigenheimer* is duidelijk te zien in de fig. 12 en 13. De eerste foto werd genomen op het veld, de laatste nadat de planten waren gerooid. Men lette hierbij op den weligen groei van de *mannetjes*, de groote wortelontwikkeling, de lange stolonen en het doorgroeien van sommige knollen.

Opgemerkt kan nog worden, dat blijkbaar één der gewone stengels tweeërlei knollen heeft gevormd, op soortgelijke wijze dus, als bij de proef van SIRKS en zooals we meteen nog nader zullen zien bij de *bonte blauwe Eigenheimer*.

In 1923 werden 20 knollen uitgepoot van een plant van  $D_3$  (zie blz. 55). Van deze planten rijpten er 18 op den normalen tijd, terwijl twee zich geheel als *mannetjes* gedroegen.

### § 3. *Bonte blauwe Eigenheimer*

In 1920 werden door TH. F. DIJKSTRA te Beetgumermolen aan een éénstengelige plant knollen gevonden met de gewone kleur en knollen, die een lichte blauwe schil vertoonen in den trant, zooals dat bij

*Zeeuwsche bonte* voorkomt (zie Plaat, afb. D). De daaropvolgende 3 jaren gaven de bonte blauwe weer bonte blauwe knollen, terwijl de gele weer



Fig. 13. Links *mannetje*, rechts *normale Eigenheimer*; beide zijn oorspronkelijk van één knol afkomstig.

gele voortbrachten. Het merkwaardige was verder, dat de planten van de bonte blauwe knollen kleiner bleven en vroeger afstierven dan de andere. Bovendien was het blad niet egaal groen van •kleur, maar

min of meer mozaïekachtig, echter weer afwijkend van de verschijnselen, die zich bij de mozaïekziekte voordoen. De planten van de gele knollen, die dus van denzelfden stengel afkomstig waren, vertoonden deze verschijnselen niet. Ook de volgende jaren kwamen deze verschijnselen er niet in voor, hoewel de planten in de onmiddellijke nabijheid van de mozaïekachtige groeiden. Dit alles pleit dus tegen de mogelijkheid, dat hier een mozaïekziekte in 't spel zou zijn, die zich op zeer merkwaardige wijze juist tot de bonte blauwe knollen zou beperken. Verder is er ook geen enkel geval bekend, dat mozaïekziekte anthocyaanvorming teweegbrengt; eerder het tegendeel is waarschijnlijk. Zelfs al ware dit sporadisch het geval, dan zou het in Friesland, waar jaarlijks duizenden mozaïekzieke planten worden verwijderd, zeer zeker zijn opgevallen. In 1922 kwamen in een 100-tal vegetatieve nakomelingen van de bonte blauwe twee planten voor met normale ontwikkeling en egaal groen gekleurde bladeren; de knollen hiervan waren geel. Deze knollen gaven in 1923 gezond uitziende normale *Eigenheimer*-planten. Een verdwijnen van mozaïekachtige verschijnselen is ook door VAN LUYK (33) vermeld in een publicatie over knopvariatie. Waar men de laatste jaren licht geneigd is elke ongelijkmatigheid in bladkleur als ziekte te beschouwen, acht ik deze plant ook voor phytopathologen van belang.

#### § 4. *Goudrandjes*

Van deze planten is in het vorige hoofdstuk reeds een korte beschrijving gegeven. In 1920 werd door J. TUININGA te Beetgum een tweetal *goudrandjes* gevonden in een gewas *Eigenheimer*; waarschijnlijk waren deze afkomstig van één plant in 1919. Toen ik in 1921 deze planten zag, kon ik moeilijk aannemen, dat ze uit de *Eigenheimer* waren voortgekomen; ze hadden hiermede weinig punten van overeenkomst. In den loop van den zomer werd echter een stengel gevonden, waarvan één der zijstengels het gewone *Eigenheimer*blad vertoonde (zie fig. 14 linksche zijstengel *goudrand*-bladeren, rechtsche *gewone* bladen). Deze twee afgebeelde zijstengels werden gestekt en leverden resp. 2 en 1 zeer kleine knolletjes. De knolletjes werden 't volgend jaar in een bloempot onder glas uitgepoot en later op het veld gebracht. Reeds spoedig na opkomst bleek, dat de knolletjes van den *goudrand*-stengel, weer *goudrandjes* voortbrachten (zie fig. 15; No. 1 en 2, de twee

planten op den voorgrond: daarachter twee *goudrandjes* gegroeid uit groote poters). Het knolletje van den gewonen stengel, bracht een nor-



Fig. 14, Links *goudrand*-, rechts *normale* stengel.

male *Eigenheimer*plant voort (zie fig. 15 No. 3; daarnaast een plant van gewone poter). Later is gebleken, dat deze proef overbodig is geweest om te bewijzen, dat de *goudrandjes* uit de *Eigenheimer* zijn voortgeko-

men, aangezien *goudrandjes* veelvuldig „terugloopen” naar den oorspronkelijken vorm. Hierbij doen zich allerlei overgangen voor. Fig. 16



Fig. 15. Links twee *normale*, rechts vier *goudrand*-planten.  
De nos. 1, 2 en 3 oorspronkelijk van één stengel.



Fig. 16. Linker helft *normale*, rechter *goudrand*-blaadjes.

geeft een blad weer, waarvan de linkerhelft normale blaadjes vertoont, terwijl de rechterhelft bestaat uit *goudrand*-blaadjes. Duidelijk is hier het verschil te zien in stand, grootte, vorm en welving der blaadjes. Van een 4-tal *goudrand*-planten, die in meerdere of mindere mate normale bladeren vertoonden, werden in 1922 de knollen van verschillende stengels afzonderlijk geoogst en uitgepoot. De knollen, die bij het rooien niet meer aan den stengel zaten, werden verwijderd.

Plant No. 1 vertoonde 3 gewone stengels en 2 *goudrand*-stengels; de 8 knollen van de gewone stengels gaven gewone planten.

de 3 knollen van de *goudrand*-stengels gaven 1 zuivere *goudrand*-plant, 1 *goudrand*-plant met enkele gewone blaadjes, 1 plant met 1 gewonen stengel, rest *goudrand*.

Plant No. 2 bezat 1 gewonen stengel en 4 *goudrand*-stengels.

de 3 knollen van den gewonen stengel gaven 2 *goudrand*-planten en 1 plant met 1 gewonen stengel, rest *goudrand*.

de 8 knollen van de *goudrand*-stengels gaven 8 *goudrandjes*, waaraan bij enkele planten een paar gewone blaadjes.

Plant No. 3 bezat 2 stengels; de ééne (*a*) vertoonde 1 gewoon blad, 1 blad half om half (zie fig. 16), rest *goudrand*; de andere stengel (*b*) was op twee blaadjes na, geheel *goudrand*.

de 3 knollen van *a* gaven alle drie zuiver *goudrandjes*,

de 3 knollen van *b* gaven 1 plant zuiver *goudrand*, 1 plant, waarvan 1 stengel gewoon, rest *goudrand* en nog 1 plant, waarvan 1 stengel met twee zijstengels met gewoon blad, rest *goudrand*, terwijl de twee andere stengels van deze plant beide in den top gewoon blad vertoonden en de rest *goudrand* was.

Plant No. 4 vertoonde 1 stengel (*a*) met 2 blaadjes gewoon, andere stengels van zuiver *goudrand*.

1 knol van stengel *a* gaf een zuivere *goudrand*-plant.

7 knollen van de overige stengels gaven alle een zuivere *goudrand*-plant.

Bij planten, die stengels bezitten, welke gedeeltelijk normale bladeren vertoonen, is dus omtrent het uiterlijk der nakomelingen, door knollen verkregen, weinig te voorspellen. Het is trouwens ook zeer goed denkbaar, dat een jonge stengel in den top terugslag vertoont, terwijl de lager liggende stolonen en de hieraan groeiende knollen in alle opzichten *goudrandjes* zijn. Opmerkelijk is verder het feit, dat de *goudrandjes* veelvuldig den oorspronkelijken vorm teruggeven, terwijl omgekeerd de



*goudrandjes* slechts éénmaal zijn gevonden, in ieder geval slechts zeer sporadisch optreden.

### § 5. *Frambozenblad*

In den zomer van 1922 werd door TH. F. DIJKSTRA te Beetgumermolen een plant opgemerkt, met diepnervige, langgerekte, lepelvormig omlaag gebogen blaadjes. Deze plant bleek bij nadere bezichtiging te bestaan uit twee stengels, waarvan de ééne geheel „*frambozenblad*” vertoonde, terwijl de andere hoofdzakelijk normaal blad bezat, met een kleinen zijstengel met *frambozenblad* (zie fig. 5, waarop rechts *frambozenblad*, links normaal blad van dezelfde plant). Deze plant werd vroeg gerooid, om de knollen zooveel mogelijk aan de stengels te behouden. De *frambozenblad*-stengel leverde 8 knollen, de andere stengel 2, terwijl bovendien nog 8 losse knollen te voorschijn kwamen; van de laatste is dus de herkomst niet bekend. Deze knollen werden, evenals alle andere, voorgekiemd. Hierbij bleek, dat een gedeelte der knollen dunne, sterk vertakte kiemen gaf, terwijl bij de overige de kiemen normaal waren. De voorgekiemde knollen werden uitgepoot en leverden de volgende uitkomst op.

De 8 knollen van de *frambozenblad*-stengel gaven:  
7 knollen met abnormale kiemen, 7 *frambozenblad*-planten;  
1 knol met normale kiemen, 1 normale plant.

De 2 knollen van den anderen stengel leverden:  
2 knollen met normale kiemen, 2 normale planten.

De 8 losse knollen gaven:  
2 knollen met normale kiemen, 2 normale planten;  
6 knollen met abnormale kiemen, 6 *frambozenblad*-planten.

Tijdens den groei of bij 't rooien kon geen enkel verschil worden opgemerkt tusschen de normale planten en de gewone *Eigenheimer*. De *frambozenblad*-planten bleven laag, vertoonden een groot aantal dunne, zwakke stengels, gaven geen bloemen en stierven reeds vroeg af. De opbrengst per plant bestond uit plm. 40 kleine knollen, waarvan plm. 20 ter grootte van een middelmatigen pootaardappel.

### § 6. *Bonte roode Star*

Van de *bonte roode Star* gaf ik reeds een korte beschrijving; in het volgende hoofdstuk worden over de kleurverdeeling nog nadere bijzon-

derheden vermeld. In 1921 werd in een partij gewone *roode Star* een knol gevonden, die voor een gedeelte egaal rood was, voor het overige geheel overeenkwam met de *bonte roode Star*, zooals die door enkele verbouwers ook in stamselecties werden gevonden. Zooals fig. 17 toont liep de grens van het egaal rood gekleurde gedeelte over den navel en verder juist langs een drietal oogen. Deze knol werd gesneden op de

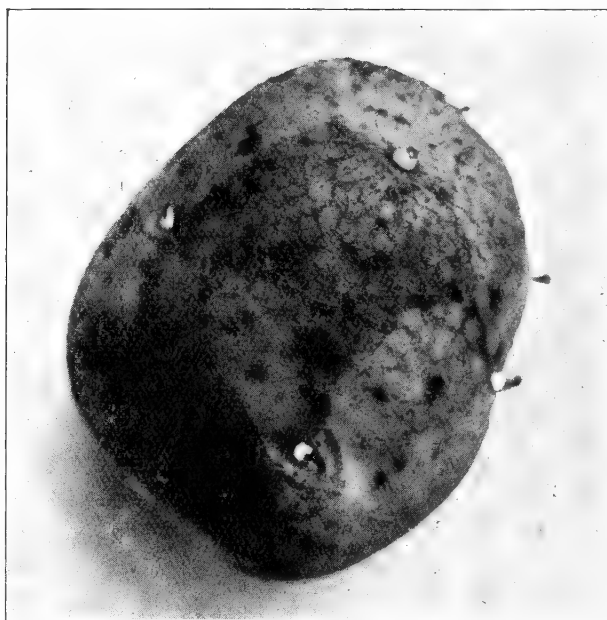


Fig. 17. Knol van *roode Star*, gedeeltelijk egaal-rood, gedeeltelijk roodbont.

wijze als de *Eigenheimer*-knollen. Aangezien in het roode gedeelte geen oogen voorkwamen, zijn uit deze deelstukken geen planten ontstaan met roode knollen. Daarentegen ontstonden verschillende planten met roodbonte knollen, die ook in 1923 wederom *bonte roode Star* gaven. Deze kwamen geheel overeen met de *bonte roode Star*, zooals die in de praktijk voorkomt (zie Plaat, afb. E). Omgekeerd kwam in een stamselectie, waarvan de plant in 1922 was uitgezocht, in 1923 één knol voor, die weer gedeeltelijk zuiver rood was. In de praktijk worden in de *bonte roode Star* af en toe weer gewone *roode Star* gevonden.

#### § 7. *Groene roode Star*

In 1921 werden uit elk der stammen III en V van A. M. HOEKSTRA te St. Jacobi Parochie drie mooie planten gezocht. Het aantal knollen

van elke plant werd geteld, afzonderlijk gehouden en 't volgend jaar afzonderlijk uitgepoot. Reeds spoedig na opkomst bleek, dat in een der veldjes een plant voorkwam, die aanmerkelijk lichter van kleur was dan de overige. De stengels en bladstelen waren zoo goed als vrij van anthocyaan. De groeiwijze kwam overigens geheel overeen met die der omringende planten. De ontwikkeling was echter niet zooforsch. Bij 't rooien leverde deze plant knollen, die op 't eerste gezicht egaal rood waren, doch bij meer aandachtige beschouwing bleek, dat op alle knollen, juist onder het oog, een fijn geel streepje (vrij van anthocyaan) voorkwam, (zie plaat, afb. H). In 1923 gaven alle knollen wederom *groene roode Star*; ook dat jaar bleef de plant kleiner dan de andere *roode Star* of de *groene roode Star* van BIERMA. De opbrengst bestond grootendeels uit vrij kleine knollen; ziekte kon niet worden geconstateerd.

Er zij in dit verband nog gewezen op een ander verschijnsel. Uit de *groene roode Star* van BIERMA werd in 1922 een aantal planten uitgezocht voor stamselectie. Een der knollen gaf in 1923 een plant, waarvan 2 stengels bijna vrij waren van anthocyaan, terwijl de derde geheel overeenkwam met de gewone *roode Star*. De knollen aan dezen stengel waren egaal rood van kleur, die aan de twee andere vertoonden onder de oogen gele vlekjes.

---

## VIJFDE HOOFDSTUK

### ANTHOCYAAAN IN DE KNOLLEN VAN EIGENHEIMER, ROODE STAR EN HARE KNOPMUTANTEN

De knollen van verschillende variëteiten worden verdeeld in gekleurde en ongekleurde. Onder gekleurde verstaat men die knollen, waarvan de schil of geheel of voor een deel rood, violet, blauw (of zwart) van kleur is, terwijl men onder de zg. ongekleurde die knollen samenvat, waarvan de schil wit, geel of geelbruin is gekleurd. De kleur van de eersten wordt veroorzaakt door een kleurstof van de groep, die men aanduidt als *anthocyaan* of *anthocyaninen*.

Al naar de variëteit is de kleur zeer uiteenlopend. Geeloranje en zwartviolet zijn de twee uitersten, waartusschen men roodviolet en blauwviolet veelvuldig aantreft. Ook de verdeeling van de kleur is zeer verschillend. De gekleurde plaat geeft hiervan reeds een duidelijk voorbeeld.

Behalve in de schil kan het anthocyaan ook voorkomen in andere deelen van den knol. Bij *Böhms Erfolg* en *Arran Victory* bv. ziet men vaak een blauwviolette kleur in den vaatbundelring. Wanneer men aardappelen kweekt uit zaad zal men bemerken, dat er zaailingen zijn, waarvan het vleesch voor een grooter of kleiner deel roodviolet of blauwviolet van kleur is; in kruisingen van *roode Star*  $\times$  *Franschen* en *New Variety „Z”*  $\times$  *Oude Zaaier* kwam dit in 1921 en '22 vrij veel voor. Bij sommige zaailingen vertoonden alle knollen dit verschijnsel, bij andere slechts een gedeelte; in 't laatste geval waren het vooral de knollen, die het dichtst bij de bodemoppervlakte waren gegroeid. Gewoonlijk is alleen het vleesch bij den top gekleurd. Het meest kwam dit verschijnsel voor in knollen met gekleurde schil, doch ook in ongekleurde kan men het aantreffen. Bij de *Eigenheimer*, *roode Star* en de knopmutanten van deze komt alleen anthocyaan voor in de schil. De kleur is het helderst bij pas gerooide knollen; tijdens het bewaren wordt

ze doffer. Knollen gegroeid op zandgronden zijn intensiever van kleur dan die, welke afkomstig zijn van kleigronden; knollen, die dicht bij de bodemoppervlakte worden gevormd, intensiever dan dieper gelegen knollen.

§ 1. *Het voorkomen van anthocyaan bij de Eigenheimer en hare knopmutanten*

**Blaauwe Eigenheimer.** De kleur van de knollen komt vrijwel overeen met No. 188 tint 1 en 2 van OBERTHÜR (42): *Violette Heliotrope*; ze is niet gelijkmatig over den knol verdeeld. De top is het sterkst gekleurd, hierop volgt het naveleinde. Naar het midden wordt de kleur geleidelijk lichter, alleen bij de lenticellen is de kleur weer intensiever. Grootere intensiviteit is een gevolg van een grooter aantal anthocyaan bevattende cellen en van intensiever gekleurde cellen.

Reeds bij zwakke vergrooting is duidelijk te zien, dat er ongekleurde en gekleurde cellen voorkomen. Van de gekleurde cellen liggen er meestal eenige (2 tot 8) bij elkaar. De gekleurde cellen zijn vaak gerangschikt tot kleine onderbroken vlekjes of strepen, die ongeveer gelegen zijn in een vlak loodrecht op de lengte-as en evenwijdig met den omtrek. Bij oogen en lenticellen of op ongelijkmatig gevormde deelen is echter het verloop zeer onregelmatig. Bij sterker vergrooting ( $40\times$ ) ziet men reeds verschil in intensiteit der kleur. Voor een gedeelte wordt dit veroorzaakt door onder elkaar gelegen gekleurde cellen, voor een ander deel door verschil in tint der cellen zelf. Dit blijkt wanneer men radiale en tangentiale coupes maakt. Vaak treft men verschil in intensiteit der kleur aan bij cellen, die in elkaars onmiddellijke nabijheid zijn gelegen.

De kleurstof is gelocaliseerd in een deel der cellen van het kurkcamium en een deel van de hieropvolgende parenchymcellen. Een en ander wordt nader aangetoond in fig. 18. De teekening is een  $190\times$  vergrooting van een radiale coupe, die werd genomen uit het middengedeelte van den knol. De kurkcellen zijn aangegeven door dubbele lijnen; de gekleurde cellen zijn gepunkteerd.

**Eigenheimer (gewone).** Het meerendeel der knollen van de gewone *Eigenheimer* bevat geen anthocyaan. Bij enkele groote knollen vindt men een eenigszins blauwvioletten top. Bij microscopisch onderzoek blijkt, dat de gekleurde cellen voorkomen in dezelfde lagen als bij

de blauwe, hoewel procentsgewijze minder in het kurkcambium. Ze liggen meer verspreid, het aantal is geringer, de kleur is minder intensief.

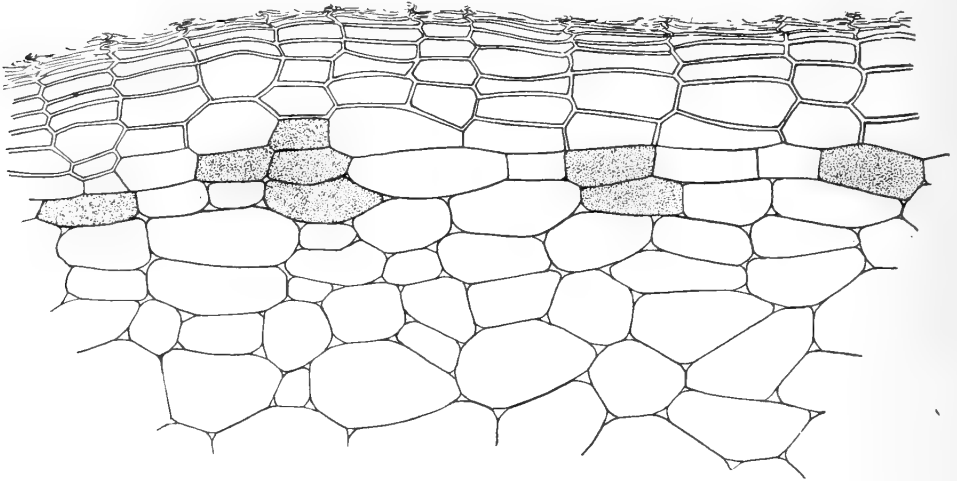


Fig. 18. Schil van de *blauwe Eigenheimer*; de gepunteerde cellen bevatten anthocyaan.

**Bonte blauwe Eigenheimer.** Deze staat wat de kleur betreft vrijwel tusschen de beide vorige in. Het anthocyaan komt ook hier voor in het kurkcambium en de daaronder gelegen parenchymcellen. In vergelijking met de *blauwe Eigenheimer* is het aantal gekleurde cellen geringer en de kleur minder intensief. Bij den top, het naveleinde en de lenticellen is het aantal het grootst en de kleur het sterkst.

**Bruine Blauw kop.** Wat de blauwe kleur betreft, staat deze zeer dicht bij de vorige; wellicht iets minder intensief. Verder is de schil bruingeel.

**Bruine Eigenheimer.** Bij alle knollen vinden we hier en daar, doch vooral bij den top, enkele verdwaalde blauwviolet gekleurde cellen. Verder zeer intensief gekleurde cellen onmiddellijk bij de lenticellen. Ze vormen hier duidelijk gekleurde ringetjes, een kenmerk, dat alleen bij de *bruine Eigenheimer* is gevonden.

#### Anthocyaanvorming bij verwonding.

Voor onderzoek werden genomen een aantal knollen van de *gele*, de *bonte blauwe* en de *blauwe Eigenheimer*. In de lengterichting werd een sector uit den knol genomen. Alle knollen werden onder gelijke om-

standigheden, bij diffuus daglicht en bij 13—16° C. bewaard. Na verloop van 6 dagen werden de knollen nagegaan en nu bleek, dat onder het kurklaagje, dat zich op het snijvlak had gevormd, gekleurde cellen voorkwamen. In fig. 19 is schematisch een dwarsdoorsnede weergegeven van de gele *Eigenheimer*; de gekleurde gedeelten zijn gepuncteerd. Het grootste aantal en de sterkst gekleurde cellen kwamen voor in de omgeving van den vaatbundelring (A) en het kurkcambium (B)

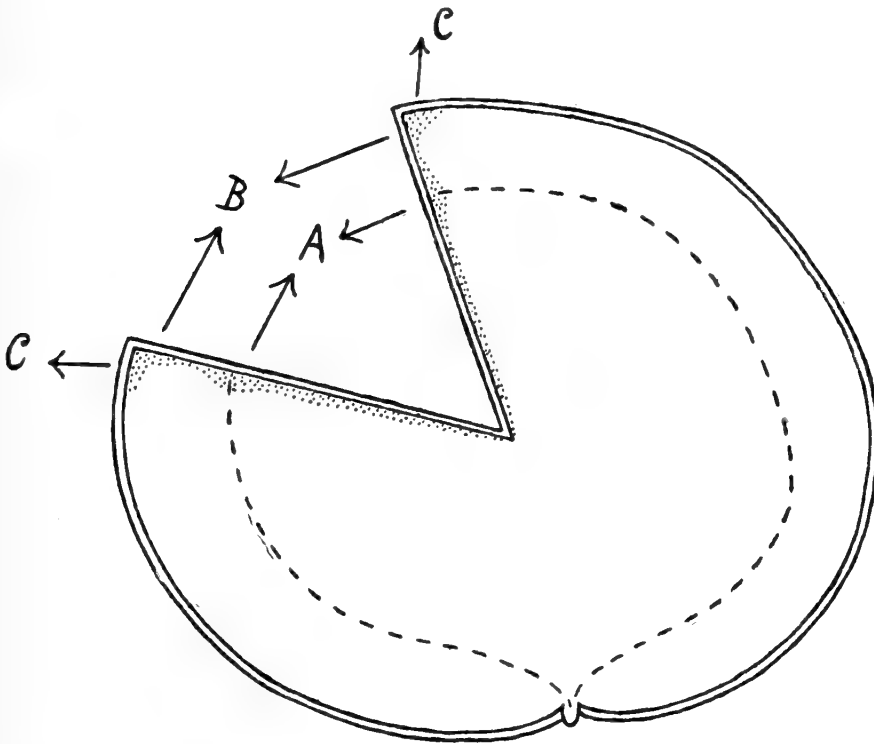


Fig. 19. Dwarsdoorsnede van een gele *Eigenheimer*-knol, waaruit een sector is genomen; in het gepunteerde gedeelte is anthocyaan gevormd.

van de schil. Over het geheele snijvlak kwam anthocyaan voor, dat zich uitstreckte tot een diepte van 5 à 8 cellen. Verder werd in de nabijheid van het wondvlak anthocyaan gevormd onder de schil. Bij de gele *Eigenheimer* was een blauwviolette strook (C) ontstaan ter breedte van 4 à 6 m.M., terwijl bij de *blauwe* en *bonte blauwe Eigenheimer* over dezelfde breedte een intensiever gekleurde strook zich afteekende. Onder het kurklaagje van het snijvlak kon bij de drie vormen geen verschil in anthocyaanvorming worden waargenomen.

Bij knollen van *gele* en *blauwe Eigenheimer*, die op dezelfde wijze waren gesneden, doch die in uitgekookt water werden geplaatst, vond in denzelfden tijd slechts zeer geringe anthocyaanvorming plaats.

Wanneer verwonde knollen in donker werden geplaatst, was in denzelfden tijd minder anthocyaan gevormd.

§ 2. *Het voorkomen van anthocyaan bij de roode Star en hare knopmutanten.*

**R o o d e S t a r.** De kleur van de *roode Star* vertoont groote overeenkomst met de kleur, welke door OBERTHÜR wordt bestempeld met den naam van *Rose lilacé* (no. 152). In tegenstelling met de *blauwe Eigenheimer* is de kleur vrij gelijkmatig over den geheelen knol verdeeld. Alleen bij den top, het naveleinde en de lenticellen is de kleur wat intensiever. Reeds bij matige vergrooiting ziet men, dat gekleurde en ongekleurde cellen naast elkaar voorkomen; het aantal gekleurde cellen is hier naar verhouding grooter dan bij de *blauwe Eigenheimer*. Evenals bij de *blauwe Eigenheimer* zien we ook hier, dat het kurkcambium en de onmiddellijk daaronder gelegen parenchymcellen anthocyaan bevatten. Verder komen er in het meerendeel der gekleurde cellen roodviolet gekleurde bolvormige lichaampjes voor van verschillende grootte. Aangezien MOLISCH (38) vermeldt, dat anthocyaan in gekristalliseerden of amorphen toestand kan voorkomen, werd aanvankelijk gedacht aan een afzetting hiervan. Na dooden van de cellen met ammoniak, behandeling met verdund zoutzuur (terwille van de kleur) en verder met verdunden alcohol, bleek eerst het anthocyaan te verdwijnen uit het celsap en daarna uit de bolvormige lichaampjes. Van deze bleef op 't laatst een bijna ongekleurde, eenigszins troebele massa over, die, met Millons reagens behandeld, rood werd. De gekleurde bolletjes kwamen ook voor in kurkcellen van de schil.

**B o n t e r o o d e S t a r.** De roode kleur komt voor onder de oogen van den knol, waar ze grooter of kleiner onregelmatige vlekjes kan vormen. Verder vindt men hier en daar bij de lenticellen gekleurde cellen, terwijl enkele verdwaalde roode vlekjes kunnen voorkomen. De kleur der cellen is vrij intensief, terwijl men ook veel roodgekleurde bolletjes aantreft. Het meerendeel der gekleurde cellen komt voor in het kurkcambium.

**G r o e n e r o o d e S t a r.** De kleur is hier met uitzondering van



de lichte strepen of vlekjes onder de oogen vrij regelmatig over den knol verdeeld. Toch komen (vooral bij den vorm 4 blz. 45) soms geelgekleurde vlekjes voor tusschen de oogen. Over het geheel is de kleur iets lichter dan van de *roode Star*. Men vindt slechts weinig roodgekleurde bolletjes, de kleur der cellen is minder intensief, terwijl in het kurkcambium minder gekleurde cellen voorkomen, dan bij de *roode Star*.

§ 3. *Enkele eigenschappen van het anthocyaan van de blauwe Eigenheimer en de roode Star*

Van het anthocyaan van den aardappel is zeer weinig bekend. CZAPEK (17) zegt: „Wir behandeln hier gemeinsam alle jene roten und blauen Farbstoffe in Blättern, Blüten und Früchten, die man durch Wasser dem zerkleinerten Material ohne weiteres entziehen kann.” De knollen worden hier dus niet genoemd.

De definitie van MOLISCH (37) luidt: Gewöhnlich faszt man mit dem Worte Anthocyan jene roten, violetten oder blauen Farbstoffe zusammen, die gegenüber Säuren und Alkalien ein bestimmten, gleich zu schildernes Verhalten zeigen und im Wasser, wasserhaltigen Alcohol löslich, im äther aber unlöslich sind. — Die Verbindungen der Anthocyane mit Säuren sind rot, ihre neutrale Form ist violet und ihre Alkalisalze sind blau.

CZAPEK (17) zegt, dat de bekende kleurveranderingen van de meeste anthocyaninen <sup>1)</sup> met zuren en alkalien ze tot gevoelige indicatoren maken. Hij vermeldt verder, dat ze in zuren rood worden, in zwakke alcalische oplossing blauw, in sterk alkalische oplossing groen. Niet te hooge temperatuur, aanwezigheid van zuurstof en oxydassen, zouden de vorming van anthocyaan bevorderen. Verder wordt vermeld, dat anthocyaan gemakkelijk wordt omgezet, waardoor het scheikundig onderzoek op groote moeilijkheden stuit.

Zoowel de kleurstof van de *blauwe Eigenheimer* als van de *roode Star* zijn oplosbaar in water en in verdunden alcohol. Bij toevoeging van zuur (bv. verdund zoutzuur) ziet men bij beide de kleur omslaan naar rood. MOLISCH vermeldt van anthocyaan, dat het zeer gevoelig is voor den zuurgraad der omgeving en er werd reeds op gewezen, dat volgens

---

<sup>1)</sup> CZAPEK acht den naam anthocyaninen chemisch juister dan anthocyaan.

dezen onderzoeker violet celsap zou wijzen op een neutrale omgeving, blauw op een zwak alcalische, terwijl bij zure reactie het celsap rood-gekleurd is.

Het verschil in kleur van de *roode Star* (roodviolet) en de *blauwe Eigenheimer* (blauwviolet) zou dus alleen een gevolg kunnen zijn van verschil in reactie. In hoeverre verschil in reactie mede in 't spel is, kan moeilijk worden uitgemaakt. Wel mag op grond van de hieronder vermelde proef worden aangenomen, dat de kleurstoffen van deze variëteiten niet dezelfde zijn.

Van beide variëteiten werden drie knollen genomen van gelijken vorm en grootte (de *roode Star* wogen 110 Gr., de *Eigenheimers* 105 Gr.). Deze knollen werden zeer dun geschild. Hierbij werd gevoegd 250 cM<sup>3</sup>. water en 2.5 cM<sup>3</sup>. zoutzuur van 38%. Reeds spoedig vertoonden de dunne gedeelten van de schil een roode verkleuring: de *Eigenheimer*-schil werd roodviolet, de *roode Star* meer oranje-rood. Beide werden een half uur op kookhitte verwarmd, waarna de vloeistof door gewoon filterpapier werd gefiltreerd. De filtraten van beide waren duidelijk gekleurd en ook hier was weer hetzelfde verschil. Teneinde de kleur meer nauwkeurig te bepalen, werd gebruik gemaakt van de kleurenschaal van OBERTHÜR (42). Na afkoeling werd de vloeistof nogmaals gefiltreerd en geschonken in een cuvette met planparallele wanden van 10 mM. afstand. De vloeistof werd gezien met opvallend licht.

Filtraat *roode Star* kwam overeen met No. 126 tint 2, *rose saumoné*.

Filtraat *blauwe Eigenheimer* kwam overeen met No. 152, tint 1 *rose lilacé*.

Beide filtraten werden met Na<sub>2</sub>CO<sub>3</sub> neutraal gemaakt voor lakmoes. Hierbij trad een zeer groote kleurverandering op.

*Roode Star* filtraat werd blauw-violet, naderende tot No. 184, tint 1, *violet vineux*, terwijl het filtraat van de *blauwe Eigenheimer* groen-grijs werd, vrijwel overeenkomende met No. 351 tint 1, *noir verdâtre*.

Aangezien door CZAPEK (17) wordt vermeld, dat LABORDE anthocyaan kunstmatig bereid heeft door koken van druivenbladeren met verdund zoutzuur, werden als contrôle drie knollen van de *gele Eigenheimer* op dezelfde wijze behandeld. Hierbij trad evenwel geen verkleuring op.

De kleur van het oorspronkelijke *roode Star*- en *blauwe Eigenheimer*-filtraat bleef onveranderd bij verdere verwarming of bij toevoeging

van meer zoutzuur. De filtraten zijn chemisch niet verder onderzocht. Aangezien het denkbaar is, dat bepaalde bijkomstige stoffen van *roode Star* of *Eigenheimer* het verschil in kleur zouden teweegbrengen, werd de volgende proef genomen:

Filtraat van *roode Star* werd gedaan in twee bekersglazen. In één hiervan werd aardappelvleesch gedaan, dat als een dunne schil was genomen onmiddellijk onder de gekleurde laag van de *blauwe Eigenheimer*, in het andere bekersglas werd vleesch gebracht van de *roode Star*, dat op dezelfde wijze was verkregen. Hetzelfde vond plaats met filtraat van de *blauwe Eigenheimer*. De 4 bekersglazen werden alle gedurende een half uur tot het kookpunt verhit. Na afloop hiervan was tusschen de 2 bekersglazen met filtraat van *roode Star* geen verschil te zien; hetzelfde geldt voor de twee andere. (Afdoende bewijzend is deze proef niet).

Het onderscheid in kleur van de *roode Star* en de *blauwe Eigenheimer* kan dus niet worden toegeschreven aan een verschil in reactie, maar is een gevolg van twee afzonderlijke kleurstoffen, waarbij mogelijk verschil in reactie nog een rol speelt.

Tusschen het anthocyaan van *roode Star*, *bonte roode Star* en *groene roode Star* werd geen verschil gevonden; hetzelfde geldt voor *blauwe Eigenheimer* en *bonte blauwe Eigenheimer*. Ook tusschen anthocyaan van *blauwe* en *bonte blauwe Eigenheimer* en anthocyaan van de *gele Eigenheimer*, gevormd bij verwonding, werd geen verschil opgemerkt. De laatste proeven werden echter op kleine schaal genomen. Vermeld kan nog worden, dat het verschil in kleur van de zure filtraten van *roode Star* en *Eigenheimer* ook aan de knollen zeer duidelijk is aan te toonen, door de kurklaag wat weg te schrapen en op die plaats een druppel verdund zoutzuur te brengen.

---

## ZESDE HOOFDSTUK

### BESCHOUWINGEN OVER KNOPMUTATIE

#### § 1. *Is knopmutatie beperkt tot enkele kenmerken?*

Het kan niet worden ontkend, dat de gegevens omtrent knopmutatie bij den aardappel vooral betrekking hebben op verandering van kleur of bladontwikkeling. Mededeelingen over verandering in opbrengend vermogen, knolvorm, vatbaarheid voor verschillende ziekten, zetmeelgehalte en smaak, zijn slechts schaarsch. De verklaring hiervan moet wel worden gezocht in het feit, dat een verandering van kleur of bladontwikkeling zeer gemakkelijk wordt opgemerkt, terwijl een verandering van verschillende andere eigenschappen zeer licht aan de waarneming ontsnapt of zelfs geheel niet tot uiting komt. Wanneer bijv. bij het rooien van een variëteit met gele knollen plotseling een knol te voorschijn komt, die geheel of gedeeltelijk blauw is, zal dat den meest achteloozen arbeider frappeeren. Treedt echter een knol op met ondieper oog, dan is de kans zeer groot, dat deze nog aan den scherpsten waarnemer ontsnapt. Nog moeilijker wordt het geval, wanneer een knopmutant zou optreden met een hooger opbrengend vermogen, hooger zetmeelgehalte of beter smaak. Dergelijke eigenschappen zijn aan den knol ten eenenmale onzichtbaar. Ze zouden slechts tot uiting komen, wanneer men de knollen afzonderlijk bewaarde en eenige jaren afzonderlijk vermeerderde, om daarna de aldus verkregen stammen te onderzoeken. Het probleem wordt nog ingewikkelder, wanneer bijv. een knol zou voorkomen, waarvan de ééne helft minder vatbaar zou zijn voor bladrolziekte of mozaïekziekte, dus een verandering in den trant zooals we dat zagen voor de kleur bij *Eigenheimer* en *roode Star*. Aan gezien men bij stamselecties na eenige jaren een grooter of kleiner percentage bladrolzieke of mozaïekzieke planten ziet optreden en men praktisch de besmettingskansen voor alle stammen bezwaarlijk gelijk kan

maken, is bij een gering verschil in aantasting onmogelijk na te gaan of dit al of niet een gevolg is van verschil in vatbaarheid. Het streng wetenschappelijk bewijs voor dergelijke knopmutanten is zeer moeilijk te leveren. Daarmede is geenszins bewezen, dat ze niet evengoed kunnen optreden. Er zijn zelfs verschillende aanwijzingen, dat deze wel degelijk voorkomen. Deze aanwijzingen dateeren vooral van de laatste jaren nu men in ons land, dank zij de onderzoekingen van OORTWIJN BOTJES (43, 44, 45) en QUANJER (49 t/m 52), meer en meer begonnen is met de stamselectie.

De drie stammen van IJPEIJ, die na verloop van zes jaar van een 20-tal waren overgebleven, bleken alle drie verschillend te zijn. Bij 5 stammen van NOTENBOOM waren minstens drie verschillende vormen te onderscheiden. SIPMA te Engwierum hield na verloop van een 5-tal jaren van 45 stammen er twee over, die groote verschillen vertoonden. HOEKSTRA verbouwde van een 20-tal uitgezochte planten in 1919 in 1923 nog 4 stammen, waarvan er één langer groeitijd heeft. Bij de stammen *Bravo* op het proefveld van het CENTRAAL COMITÉ kwamen in *Bravo* verschillende vormen voor. Zonder stamselectie waren deze verschillende vormen vrij zeker nooit ontdekt. Mogelijke kleine verschillen, die het eerste jaar reeds optraden, zouden als vallende binnen de schommelingen der modificatie over het hoofd zijn gezien. Ik wil hier in 't midden laten of alle vormen inderdaad knopmutanten zijn, terwijl verder niet onvermeld mag blijven, dat bij verschillende andere selecties geen onderscheid werd gevonden. Het feit evenwel, dat men de laatste jaren, dank zij de stamselectie, een relatief groot aantal verschillende vormen heeft gevonden, verdient onze bijzondere aandacht.

Zooeven werd er reeds op gewezen, dat het probleem zeer ingewikkeld wordt, wanneer er ziekten in het spel komen. Een tweetal gevallen, die ik eenige jaren van nabij heb gadegeslagen, wil ik hier nader mededeelen.

In 1919 werden tezamen met J. G. TERPSTRA uit een veld *roode Star* 25 gezonde flink ontwikkelde planten uitgezocht. In het veld kwam een klein percentage mozaïekzieke planten voor. Bladrolziekte werd er niet in opgemerkt en was ook bij de keuring te velde niet gevonden. Aangezien het veld in alle richtingen doorkruist werd en TERPSTRA als keurmeester voor de beoordeling der gewassen te velde voldoende was ge-

oefend in het herkennen van ziekten, mag worden aangenomen, dat bladrolziekte niet of hoogstens slechts sporadisch voorkwam. Van de

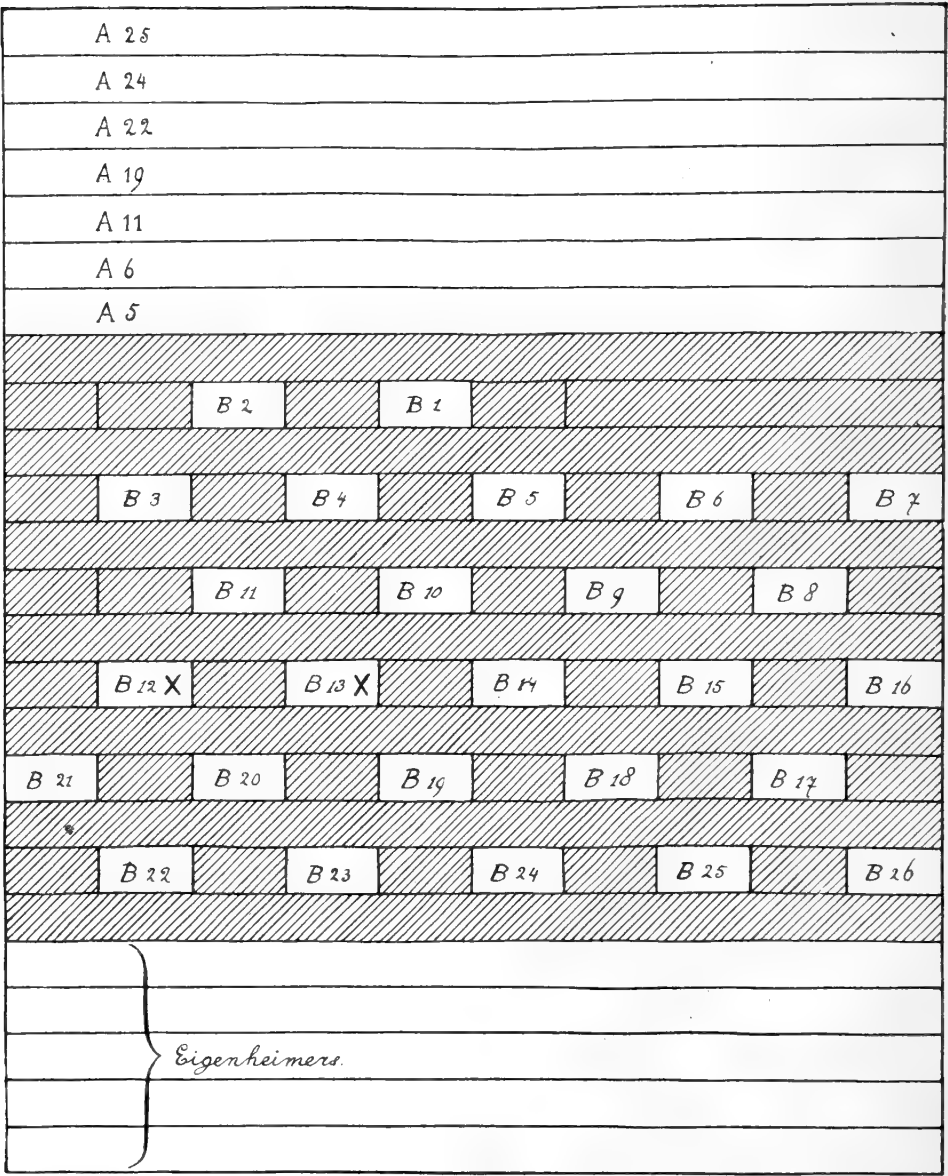


Fig. 20. Plattegrond der stammen *roode Star* van J. G. TERPSTRA in 1921.

uitgezochte planten werd een nauwkeurige beschrijving gemaakt om na te gaan of bepaalde eigenschappen ook de volgende jaren weer te

voorschijn zouden komen. De planten werden onder zooveel mogelijk gelijke omstandigheden vermeerderd, terwijl werd zorg gedragen, dat zieke planten direct werden verwijderd. Bladrolziekte werd in 1920 in geen enkelen stam gevonden. In 1921 waren nog zeven stammen (aangeduid met A5, A6, A11 enz.) aangehouden. Deze waren uitgepoot zooals is aangegeven in fig. 20. Bovendien kwamen nog 26 veldjes voor afkomstig van uitgezochte planten in 1920; deze zijn aangeduid met B. De kruisjes geven aan de bladrolzieke veldjes, die dat jaar voor het eerst op onverklaarbare wijze in de selecties voorkwamen. De zieke planten zijn half Juli verwijderd, nadat ze voor een excursie van jonge landbouwers hadden dienst gedaan, om te laten zien hoe een bladrolzieke *roode Star*-plant er uit ziet. Velen hadden voordien een dergelijke plant nooit gezien, wat ons niet al te zeer kan verwonderen, wanneer men weet, dat ze in 1918 nog door PROF. QUANJER als een merkwaardigheid werd beschouwd. Tot groote verbazing van den verbouwer bleek het volgend jaar, dat stam A25 die, zooals uit het schema blijkt, op betrekkelijk grooten afstand had gestaan van de zieke nummers, voor plm. 60% secundair bladrolziek was. In de overige nummers kwam deze ziekte niet of slechts sporadisch voor, terwijl in de *roode Star*-velden in 't algemeen, hoogstens 4 à 5 % bladrolziekte werd gevonden. Of de conclusie van de praktijk, dat deze stam *roode Star* erg vatbaar was, juist is, wil ik hier in het midden laten. Opmerkelijk evenwel is ongetwijfeld, dat deze stam behoorde tot het zgn. „donkere type”, terwijl onder de selecteurs algemeen de opvatting heerscht, dat de donkere *roode Star* het meest lijdt van de bladrolziekte, een opvatting, die door de keuringsuitslagen wordt bevestigd.

Een zeer merkwaardig verschijnsel deed zich voor bij stam 30-SIPMA. Deze stam was afkomstig van een plant, welke in 1917 was uitgezocht en had tot 1922 steeds uitgemunt door een mooie loofontwikkeling en klein percentage zieke planten. In dat jaar was ze reeds zoo ver vermeerderd, dat ze door een dertigtal verbouwers werd geteeld. In het voorjaar van 1923 ontving ik van SIPMA een aantal knollen, die bij nader onderzoek aangetast bleken te zijn door het „vuur” of „kringerigheid”. Aangezien deze knollen waren verbouwd op zwaren kleigrond en het „vuur” vrijwel uitsluitend voorkomt op zand- en veengronden, zond ik de knollen op naar den Plantenziektenkundigen Dienst te Wageningen, waar men eveneens „vuur” constateerde. Het merkwaardige was verder, dat stam 28-SIPMA, die op hetzelfde bedrijf was verbouwd, deze kwaal niet

vertoonde. Dit was aanleiding om bij verschillende verbouwers een onderzoek in te stellen en hierbij bleek, dat op alle plaatsen stam 30 was aangetast. De meeste verbouwers hadden deze kwaal nooit eerder gezien. Bij een 8-tal verbouwers werd naast stam 30 ook andere *roode Star* geteeld en ondanks dezelfde omstandigheden van ontwikkeling kon hierin geen „vuur” worden geconstateerd. Aangezien door alle onderzoekers en door de praktijk wordt aangenomen, dat het „vuur” niet overgaat met het pootgoed en het optreden geheel gebonden is aan bepaalde velden, was deze uitkomst zeer verrassend. Op het kweekveld der Friesche Maatschappij van Landbouw, waar ik in *Eigenheimer*, *roode Star* of andere bekende variëteiten nooit het „vuur” heb waargenomen, heb ik deze kwaal wel opgemerkt in eerstejaars zaailingen en in stam 30-SIPMA. Ik acht het waarschijnlijk, dat stam 30 een knopmutant is van de *roode Star*, met een groote vatbaarheid voor het „vuur”.

Uit het bovenstaande blijkt dus, dat door de stamselectie sterke aanwijzingen zijn verkregen, dat verschillende eigenschappen plotseling kunnen veranderen. Er is trouwens à priori geen enkele reden om aan te nemen, dat het proces der knopmutatie zich alleen zou beperken tot die gevallen, die wij zeer gemakkelijk kunnen waarnemen. Van de *Eigenheimer*, *roode Star* en *Bravo* heb ik door de keuringen te velde en door het beoordeelen van stammen duizenden planten onder oogen gehad en ik acht het hoogstwaarschijnlijk, dat alle vormen van deze variëteiten, genoemd in hoofdstuk III, hun ontstaan te danken hebben aan knopmutatie.

## § 2. Verklaringen voor de knopmutatie

Toen in 1916 werd begonnen met het verzamelen van gegevens over knopmutanten was het geloof aan knopmutatie bij den aardappel verre van algemeen. De eerste stap, die moest worden gedaan, was dus te trachten de knopmutatie experimenteel aan te toonen. Het vinden van het hiervoor geschikte materiaal was niet gemakkelijk. Verder was het oog vooral gericht op de landbouwkundige beteekenis. Hierdoor werd de aandacht onwillekeurig afgeleid van de belangrijke, doch uiterst lastige vraag, hoe het ontstaan kan worden verklaard. In de literatuur vindt men hierover de meest uiteenlopende voorstellingen. Alvorens deze evenwel nader onder oogen te zien, wil ik vooraf nog wijzen op een drietal verschijnselen, die zich bij de knopmutatie voordoen.



a. Bij knopmutanten, die betrekking hebben op kleur, ziet men, dat de verandering min of meer *sectorsgewijze* optreedt. Zoo zien we bij alle knollen (zie fig. 7, 8, 10, 11 en 17), dat de grens steeds loopt over den navel, dus de aanhechtingsplaats van den knol. Verder loopt de scheidslijn vaak tot vlak bij de oogen (zie zelfde fig.). In aanmerking genomen den ongelijkmatigen diktegroei van den knol is het verloop op de knollen B en C (fig. 8 en 10) zeer frappant, aangezien de verschillend gekleurde deelen hier vrijwel gelijk zijn.

b. Wanneer uit één plantendeel twee uiteenlopende vormen werden verkregen, werd de vorm, die duidelijk afweek, als knopmutant aangeduid. *De andere vorm gelijkt volkomen op de overige planten van de variëteit.* Zoo kon tusschen de planten, ontstaan uit de gele deelen van de knollen A, B, C, D (blz. 58 en 59) geen verschil worden gevonden met andere *Eigenheimer*-planten. De normale planten, afkomstig van het exemplaar, dat ook enkele *mannetjes* leverde (blz. 60), vertoonden niets bijzonders.

c. Van sommige knopmutanten is bekend, dat *terugslag* voorkomt. Wij zagen reeds bij de vermelding van de experimenten, dat in de *blauwe* en *bonte blauwe Eigenheimer* weer gele optraden. In de *bonte roode Star* en in de *groene roode Star* komen soms plotseling weer gewone *roode Star*-planten voor; de *goudrandjes* vertoonen in ongeveer 10% der planten bladeren of stengels, die weer overeenkomen met de gewone *Eigenheimer*. Daarentegen heb ik bij de *mannetjes* nooit terugslag aangetroffen.

De uitdrukkingen „onverwachte verandering”, „plotseling optreden” (gebezigd in de inleiding) wijzen er reeds op, dat het optreden van knopmutanten zeer grillig is en dat, zooals CARRIÈRE (12) zich uitdrukt, „la cause nous échappe”. DARWIN (18, 1868) zegt o. a. het volgende: „Now is it possible to conceive external conditions more closely alike than those to which the buds on the same tree are exposed? Yet one bud alone, out of the many thousands borne by the same tree, has suddenly without any apparent cause produced a nectarine. But the case is even stronger than this, for the same flower-bud has yielded a fruit, one-half or one-quarter a nectarine, and the other half or three-quarters a peach (Deel II blz. 288). Op een andere plaats lezen we over hetzelfde onderwerp: „In such cases as the latter it would appear that the transformation stands in no *direct* relation to the conditions of life”

(Deel I blz. 409). Deze uitspraken zijn nog steeds geldig. Bij den tegenwoordigen stand der wetenschap is de mensch niet in staat knopmutanten te voorschijn te roepen of het optreden te beïnvloeden. Knopmutanten worden *gevonden* en men is aangewezen op hetgeen de natuur ons belooft aan te bieden. De kans ze te vinden wordt grooter naarmate een grooter aantal planten wordt nagegaan. De praktijk, die werkt met miljoenen planten, zal ons het materiaal voor nader onderzoek moeten verschaffen.

Doch al staat men geheel vreemd tegenover het optreden als zoodanig, aan den anderen kant heeft men opgemerkt, dat de ééne plantensoort meer knopmutanten levert dan de andere en dat een bepaalde variëteit niet „in het wilde weg” nieuwe vormen voortbrengt. Men heeft getracht hiervoor een verklaring te vinden. Vele onderzoekers hebben verband gezocht tusschen de heterozygotie en het optreden van knopmutanten.

DARWIN (18, 1868, Deel I blz. 407) merkte reeds op: „It deserves notice that all the plants which have yielded bud-variations have likewise varied greatly by seed.”

SALAMAN (54) zegt: „My observation would lead me to think that these bud-sports in kidney and oval potatoes are quite common and are to be explained by their heterozygous composition as regards to roundness”.

EAST (22) gaat nog een stap verder en komt tot de conclusie, dat de knopmutanten *verlies*-mutanten zijn. („It is true that all of the asexual variations have been losses of characters”). Nu is de term „losses of characters” niet gelukkig gekozen. Doch ook de gedachte, die hieraan ten grondslag ligt, is niet te verdedigen. Door EAST zelf worden twee gevallen aangehaald, dat een variëteit met witte schil een plant voortbracht met paarse schil, terwijl hij aanneemt, dat wit recessief is ten opzichte van gekleurd. Verder neemt EAST aan, dat vlakhoofdigheid der knollen domineert over diephoofdig zijn, terwijl SALAMAN (54) tot een tegenovergestelde conclusie komt. Hierdoor worden nog een 4-tal van de 12 door hem vermelde gevallen van twijfelachtige waarde voor zijn opvatting. Bovendien kan op deze wijze ook geen verklaring worden gevonden voor den terugslag, tenzij men er niet tegen opziet een of andere belemmeringsfactor te hulp te roepen.

Door FRUWIRTH (27, blz. 32) wordt het volgende opgemerkt: „Das Auftauchen spontaner Variationen in Farbe und Form der Knollen,

die als Knospenmutationen bei Kartoffeln auftreten ist einwandfrei beobachtet worden. Da die verbreiteten Sorten ihre Entstehung (und zwar meist mehreren) Bastardierungsakten verdanken, sind wohl vele solche Variationen auf vegetatieve Spaltungen zurück zu führen. Alle spontanen Variationen können durch Vermehrung erhalten werden."

Over den knolvorm staan mij geen nauwkeurige gegevens ten dienste. Wat evenwel de kleur betreft, kan ik me met de uitspraak van FRUWIRTH niet vereenigen. Door enkele onderzoekers is gevonden, dat gekleurd domineert over ongekleurd. Het is dan moeilijk in te zien hoe uit de gele *Eigenheimer* de blauwe zou kunnen ontstaan. Indien men veronderstelt, dat blauw recessief is en geel dominant, kan men voor de gele *Eigenheimer* de formule Gg opstellen; bij splitsing zou dan kunnen ontstaan GG (geel) en gg (blauw). Hoe dan uit de blauwe weer de gele zou kunnen voortkomen is moeilijk te verklaren zonder nog meer veronderstellingen op de voorgaande te stapelen. Bovendien zou bij vegetatieve bastaardsplitsing de kans bestaan op het ontstaan van twee verschillende phaenotypen, tenzij volledige dominantie zou optreden. Door het aannemen van eene vegetatieve splitsing zonder meer, kan de knopmutatie bezwaarlijk worden verklaard.

De bovenaangehaalde verklaringen kunnen ons dus geenszins bevredigen. Ook worden geen gegevens medegedeeld over de generatieve nakomelingen. Hiermede zijn we evenwel gestrand op het moeilijke punt, dat zich bij den aardappel als materiaal voor onderzoek voordoet. Voor zoover bekend, zijn alle in cultuur zijnde variëteiten heterozygoot. Bij de *Eigenheimer* worden van nature zelden bessen gevormd, bij de *roode Star* zijn mij slechts twee gevallen bekend, bij de *Bravo* geen enkel. Pogingen tot zelfbevruchting mislukten de eerste jaren voortdurend. Evenwel heb ik thans, op grond van proeven in 1923, goede hoop, dat het bij gebruik van zeer veel stuifmeel en een meermalen herhaalde bestuiving van dezelfde bloem zal gelukken bij een gedeelte zaden te verkrijgen. In 1920 werden bessen gevonden in een veld *Eigenheimers* (rijkbloeiende vorm blz. 38 No. 7). Het zaad gaf in 1921 een aantal nakomelingen, die zich in tegenstelling met andere zaailingen zeer slecht ontwikkelden. Van de 44 zaailingen, die beoordeeld konden worden, brachten er 2 blauwviolet knollen voort. In 1923 werden zaailingen gekweekt uit bessen van de blauwe *Eigenheimer*. Ook hier ontwikkelden de zaailingen zich zeer gebrekkig. Van de 23, die het tot knolvorming brachten, leverde geen enkele blauwviolet knollen.

Bij geen van deze proeven werden planten gevonden, die geleken op *goudrandjes*, *frambozenblad* of *loofkelken*. Of deze ook voorkwamen onder de planten, die reeds vroeger wegwijnden, kon niet worden beoordeeld. In 1922 werd in een veld *roode Star* een bes gevonden; deze gaf in 1923 een 45-tal goed ontwikkelde zaailingen. De kleur der knollen was als volgt: 8 wit, 18 geel, 6 paars en 13 rood; van de laatste leken (wat kleur betreft) er 5 sprekend op de *roode Star*, andere waren iets lichter of donkerder. Knollen met de teekening van *bonte roode Star* of *groene roode Star* werden niet gevonden.

Bij kruisingen van *Eigenheimer* met andere variëteiten heb ik nooit *loofkelken*, *goudrandjes* of *frambozenblad* opgemerkt. Daarentegen wel blauwe knollen en zeer veel *mannetjes*-achtige planten. Kruisingen van *roode Star* met andere variëteiten gaven nooit knollen zooals die van de *bonte* of *groene roode Star*. Ook bij kruisingen van andere variëteiten met roodgekleurde knollen heb ik deze teekening nooit waargenomen; roodgekleurde knollen komen vrij veel voor.

Hoewel het aantal zaailingen betrekkelijk klein is en het experimenteren met bessen, die aan bepaalde planten gevonden zijn, geen aanspraak kan maken op strenge wetenschappelijkheid, geeft toch het feit, dat nooit *goudrandjes*, *frambozenblad*, *bonte roode Star* en *groene roode Star* werden waargenomen, ons te denken. Nu is het bekend, dat de geslachtscellen worden gevormd door de subepidermale laag. Wanneer een verandering zou hebben plaats gevonden in één of meer cellagen, doch niet in de subepidermale laag, zou geen verschil worden gevonden tusschen de nakomelingen (generatief) van deze knopmutanten en de variëteit, waaruit ze zijn ontstaan. Het is verder denkbaar, dat de verandering betrekking heeft op één of enkele der buitenste cellagen. De oplossing van deze vraag zou kunnen worden benaderd door planten te kweken uit de diepere gedeelten van den knol. Pogingen in deze richting bij de *groene* en *bonte roode Star* hebben echter niet tot een resultaat geleid. Door het wegnemen der oogen en het maken van diepe wonden in de daartusschen gelegen gedeelten konden geen adventief knoppen worden verkregen.

Hiermede heb ik getracht aan te geven op welke wijze nadere gegevens kunnen worden verkregen omtrent de plaats der verandering. Over den aard der verandering als zoodanig heb ik het stilzwijgen bewaard. Hierover laat zich zeer veel gissen, doch weinig bewijzen. De „vegetatieve bastaardsplitsing”, die ons zeer onwaarschijnlijk toe-

scheen voor het plantendeel in zijn geheel, zou zich kunnen beperken tot één of enkele lagen. Op deze wijze zou dan een periclinaalchimaere kunnen ontstaan en evenals bij de periclinaalchimaeren, die experimenteel werden gevormd, zou het kunnen voorkomen, dat de buitenste cel-laag (of cellagen) a. h. w. worden afgeworpen. De terugslag zou dan dus niet zijn te beschouwen als een omgekeerde reactie van het proces, dat de knopmutant deed ontstaan. Het bezwaar dat we juist op grond van den terugslag maakten tegen de „vegetatieve bastaardsplitsing” of tegen de „verliesmutant” zou hiermede kunnen vervallen.

In de literatuur wordt de term „vegetatieve bastaardsplitsing” vaak gebruikt, doch het aantal experimenten is zeer gering. Daarentegen vindt men talrijke voorbeelden van zgn. factoriële mutatie (factorielle Mutation, GOLDSCHMIDT (29) 3de druk, blz. 419). Hierbij wordt aangenomen, dat een factor (geen) zoodanig verandert, dat er een mendelend verschil ontstaat met het uitgangsmateriaal. De factoriële mutaties komen overeen met die, welke BAUR in zijn „zweite Kategorie von Mutationen” behandelt. Ze treden betrekkelijk veelvuldig op. BAUR (1) zegt o. a.: „Man stöszt auf sie, sobald man mit irgend einem Versuchstier oder einer Versuchspflanze in grösserem Maszstabe zu arbeiten beginnt.” (5e en 6e druk, bladz. 323). Verder is gebleken, dat de meeste mutanten ontstonden door „recessieve” mutatie. Door BLAKESLEE (5), BAUR (1) en EMERSON (24) is er op gewezen, dat hierdoor een mutant vlugger wordt opgemerkt in een heterozygoot individu dan in een homozygoot, aangezien een recessieve mutatie in het laatste geval niet tot uiting komt. NILSSON EHLE (40) waarschuwt echter, dat men de grens tusschen „recessieve” en „dominante” mutanten niet te scherp kan trekken, aangezien bij intermediaire bastaarden alle mogelijke overgangen voorkomen. EMERSON (24) vond bij maïs, dat bij sommige planten, waarin een bepaalde factor heterozygoot aanwezig was, mutatie 5 keer zoo sterk optrad, als bij homozygotie. Zoowel het optreden van „recessieve” mutanten als ook de vondst van EMERSON maken het waarschijnlijk, dat er verband bestaat tusschen de heterozygotie van den aardappel en het te voorschijn komen van knopmutanten. Er zij echter direct op gewezen, dat bij den aardappel nog geen enkel geval van factoriële mutatie is aangetoond.

Vele onderzoekers zijn tot de conclusie gekomen, dat de mutatie niet is gebonden aan een bepaalde plaats of tijd. De vroegere opvatting, dat mutatie alleen zou voorkomen bij de vorming van de geslachtscellen,

wordt o. a. door BRIDGES (8), MÜLLER (38), MOHR (35), EMERSON (24) en BAUR (1 en 3) ten zeerste ontkend. Door CORRENS (14), BAUR (3) en EMERSON (24) worden voorbeelden van mutatie genoemd, die alleen betrekking hebben op de epidermis of subepidermale laag. In het laatste geval zag men overgang bij geslachtelijke vermeerdering, in het eerste evenwel niet. Het feit, dat de mutatie kan voorkomen in een bepaalde cellaag, maakt het mogelijk, dat langs ongeslachtelijken weg bepaalde „aardappelsoorten” kunnen worden gewonnen, die men niet kan kweken uit zaad.

In verband met nieuwere inzichten aangaande den aard van de genen willen wij hier nog even stilstaan bij een tweetal knopmutanten van de *Eigenheimer*. De *blauwe* en *bonte blauwe Eigenheimer* vormen steeds anthocyaan in de schil van den knol. De *gele Eigenheimer* daarentegen is bij oppervlakkige beoordeeling geheel geel. Bij meer aandachtige beschouwing kan men in een deel der knollen een blauwe verkleuring vinden rondom de topoogen. Deze verkleuring kan reeds onmiddellijk na het rooien worden gevonden. Worden zuiver gele knollen aan het licht blootgesteld of op een of andere wijze verwond, dan ziet men zeer vlug vorming van anthocyaan. Tusschen het anthocyaan van dergelijke knollen of dat van de *blauwe* of *bonte blauwe Eigenheimer* kan verder geen verschil worden opgemerkt. De cellen van de *gele Eigenheimer* bezitten dus het vermogen vrij gemakkelijk anthocyaan te vormen. Het is alsof er een zeker evenwicht is tusschen geel en blauw; onder „normale omstandigheden” slaat de balans over naar geel, doch bij verandering van omstandigheden kan zij zeer gemakkelijk overslaan naar blauw. Het verschijnsel doet eenigszins denken aan „Dominanzwechsel” of aan de „Umschlagsreaktion” van GOLDSCHMIDT. GOLDSCHMIDT (29) neemt aan, dat de genen enzymen vormen; deze kunnen een tegenovergestelde werking bezitten. Het is verleidelijk voor de *gele Eigenheimer* twee enzymen te veronderstellen, waarvan het ééne behulpzaam is bij de vorming van anthocyaan, terwijl het andere dat proces tegenwerkt. Aangezien uitwendige omstandigheden verschillende enzymen ongelijk kunnen beïnvloeden is het denkbaar, dat door verwonding of belichting, het enzyme, dat de anthocyaanvorming bewerkstelligt, een overwicht verkrijgt. Deze verandering, die een gevolg is van uitwendige omstandigheden, gaat niet over op de vegetatieve nakomelingen; knollen of spruiten, die door belichting veel anthocyaan hebben gevormd,

geven normaal uitziende planten en knollen. De vraag wordt nu, of door invloeden binnen de cel gelegen een soortgelijke verandering kan worden teweeggebracht, hetzij door gestoorde celdeeling of anderszins. Het is mij evenwel niet gelukt in de literatuur eenigen steun te vinden voor deze denkbare mogelijkheid, zoodat ze verder stilzwijgend kan worden voorbijgegaan. Bovendien is het mozaïekachtige voorkomen van gekleurde en ongekleurde cellen in elkaars onmiddellijke nabijheid, dus onder omstandigheden, die naar het ons toeschijnt voor alle gelijk zijn, niet te verklaren.

Onder de knopmutanten nemen de *mannetjes* een zeer bijzondere plaats in:

- a. de ontwikkeling is veel forscher dan van de oorspronkelijke variëteit.
- b. verschillende kenmerken zijn veranderd.
- c. *mannetjes*-achtige planten treden in vele variëteiten op.
- d. bij geslachtelijke vermeerdering komen steeds een groot aantal *mannetjes*-achtige planten voor.

In hoofdstuk III werd melding gemaakt van *mannetjes*-achtige planten in de *Eigenheimer*, *Eersteling*, *Zeeuwsche blauwe*, *Bravo en roode Star*, terwijl verder melding werd gemaakt van de *bolters* in verschillende Engelsche en Schotsche variëteiten. Voor zoover mij bekend, zijn deze planten alleen waargenomen in variëteiten, die geen bessen vormen. Aanvankelijk was dit feit mij niet opgevallen, totdat ik in 1922 bij het inzamelen van bessen van verschillende kruisingen opmerkte, dat de besdragende stengel van een *Eigenheimer* nog groen was, terwijl de 2 andere stengels van dezelfde plant en ook de overige planten reeds geheel waren afgestorven; alleen de *mannetjes-Eigenheimers* waren nog groen. Door den kweker VEENHUIZEN (66) is er jaren geleden reeds op gewezen, dat bij bevruchting de planten langer groen blijven en minder worden aangetast door *Phytophthora infestans*. Het blijkt dus, dat een verandering in de bloem of vrucht een wijziging kan brengen in den tijd van afsterven. Op de Potato-Conference te Londen werd door FIFE medegedeeld hij een *bolter* had gevonden in de *Great Scot*, die in tegenstelling met de andere *Great Scot* stuifmeel vormde. In de late rijkbloeiende vorm van v. D. MEER vond ik in 1920 een 15-tal bessen, terwijl ik dat jaar in andere velden slechts na lang zoeken één

bes kon vinden. Alle mij bekende *mannetjes* bloeien rijker dan de variëteit, waaruit ze zijn voortgekomen. Door CARRIÈRE (zie blz. 18 No. 2) wordt medegedeeld, dat in een niet-bloeiende variëteit voortdurend knopmutanten optraden, die niet alleen bloemen, doch ook bessen gaven.

Nu doen zich bij de geslachtelijke vermeerdering van andere planten verschijnselen voor, die hiermede tot op zekere hoogte overeenkomst vertoonen. BAUR (1, blz. 357) zegt o. a.: „Die Inzuchtsschwächung äusert sich in einer allgemeinen Schwächlichkeit und in einer Verringerung der Fähigkeit zur geschlechtlichen Fortpflanzung. Meist, aber nicht immer, ist die Bildung der männlichen Sexualzellen stärker gestört als die der weiblichen.” Verder heet het: „Im einzelnen zeigen sich hier aber, wie schon aus den mustergiltigen Versuchen DARWINs hervorgeht sehr grosse Verschiedenheiten und viele sehr eigentümliche Erscheinungen. So kommt es nach DARWIN vor — auch bei *Antirrhinum* habe ich es gefunden — dasz in Sippen, die ein ziemlich tiefes Inzuchtminimum haben, einzelne Pflanzen entstehen (Mutanten?) die ein sehr hohes Minimum haben, quasi „Inzuchts-immun” sind.” DARWIN (19) vond bij *Ipomoea purpurea*, dat planten, die gedurende 10 generaties met eigen stuifmeel werden bestoven een hoogte bereikten van 78 tegen 100 van die planten, welke waren ontstaan door bevruchting met stuifmeel van een „fresh stock”. In de 6e generatie trad echter een plant op, die bij zelfbevruchting nakomelingen gaf, die niet onderdeden voor planten door kruisbevruchting verkregen (107 : 100). Deze plant werd door DARWIN *Hero* genoemd. In de namen *mannetjes*, *bolters* en *Hero* heeft men vrijwel hetzelfde willen uitdrukken. Of de processen, welke de oorzaak zijn van deze veranderingen, met elkaar zijn te vergelijken, is zonder meer niet uit te maken. De verschijnselen vertoonen echter zooveel overeenkomst, dat ik niet kan nalaten hierop te wijzen.

Door STUART (63) wordt medegedeeld, dat men bij geslachtelijke voortplanting kan opmerken, dat groote weerstand tegen *Phytophthora infestans* samen schijnt te gaan met een of meer der volgende ongewenschte eigenschappen: late rijptijd, welige groei, onregelmatige knolvorm, diepe oogen, gering opbrengend vermogen, gekleurde schil. Behalve de twee laatste punten heb ik hetzelfde kunnen opmerken; ik zou hieraan nog willen toevoegen: lange stolonen. Elk jaar wordt naar schatting 20% der zaailingen opgeruimd, omdat ze te „mannetjes-ach-



tig" zijn. Men zou zich kunnen voorstellen, dat al de zoo even genoemde kenmerken door één geen worden bepaald; de mannetjes zouden dan een gevolg kunnen zijn van factoriële mutatie. Hiertegen pleit echter het feit, dat ze niet onafscheidenlijk samengaan. Meer voor de hand liggend zou daarom de veronderstelling zijn, dat we hier te maken hebben met vrij sterk gekoppelde genen. Hiermede betreden we echter een gebied, waarop nog zeer weinig bekend is, nl. de gelijktijdige mutatie van een aantal genen. NILSSON EHLE (40) vermeldt een geval van „Komplexmutationen" bij tarwe; hij bespreekt hierbij de mogelijkheid, dat verschillende genen gelijktijdig zouden muteeren. Door DE MOL is een geval beschreven van knopmutaties bij de hyacinth, waarbij het aantal chromosomen was veranderd. Bij den aardappel kunnen we echter mogelijkheden van mutatie, die in verband zouden staan met verandering van chromosomenaantal, stilzwijgend voorbijgaan, aangezien het normale aantal niet bekend is (NEMEC veronderstelt 18 (zie TISCHLER 64), YOUNG (73) zegt 14 à 16).

Uit het voorafgaande volgt dus, dat mutatie van zeer uiteenlopenden aard kan zijn. De term knopmutatie, dien ik heb gebezigd, laat dan ook in het midden of de nieuwe eigenschappen een gevolg zijn van verandering van genen, chromosomen of anderszins; verder zegt deze term niets aangaande de vraag of de verandering betrekking heeft op één of meer cellagen en of ze bij geslachtelijke voortplanting al of niet overgaat op de nakomelingen. Ook mag uit het woord knopmutatie niet worden afgeleid, dat de verandering voor het eerst in den knop is opgetreden; het is zeer goed denkbaar, dat de verandering reeds vóór de vorming van den knop heeft plaats gevonden. Waar echter zonder knop geen nieuw exemplaar kan ontstaan, is dus de knop noodzakelijk om te kunnen nagaan of we te maken hebben met een verandering, die bij vegetatieve voortplanting blijft behouden.

Tenslotte nog enkele gegevens, die het zeer waarschijnlijk maken, dat het vermogen om bepaalde knopmutanten voort te brengen erfelijk kan zijn. De *Prof. Wohltmann* en *roode Star* vertoonen niet alleen in hun voorkomen, doch ook in de verschillende vormen, welke in deze variëteiten zijn gevonden, groote overeenkomst. In beide komen smalbladige en breedbladige typen voor, met verschil in opbrengend vermogen; van beide wordt vermeld, dat vooral bonte knollen optreden, dat verschil in vatbaarheid voor de bladrolziekte voorkomt en dat van sommige vormen de knollen in erge mate onderhevig zijn aan rotting. Deze pun-

ten van overeenstemming kunnen moeilijk worden verklaard door aan te nemen, dat toevallige vermengingen in 't spel zouden zijn. Wanneer men nu verder bedenkt, dat de *roode Star* is gewonnen uit *Prof. Wohltmann*  $\times$  *Erica*, dan ligt de veronderstelling voor de hand, dat de verschillende vormen knopmutanten zijn, die betrekking hebben op overeenkomstige eigenschappen, waarvan de aanleg door geslachtelijke voortplanting is overgegaan.

De „*Wohltmann-familie*” levert ons nog in een ander opzicht interessante gezichtspunten. Onder de Deutsche aardappelvariëteiten nemen die van E. THIELE te Kuckucksmühle een zeer bijzondere plaats in, doordat ze ontstaan zouden zijn door „entbastaardeering”. THIELE vermeldt van elke variëteit de „Unterlage” (U) en de „Reis” (R). Vele onderzoekers en kweekers hebben getracht chimaeren te winnen, doch steeds met negatief resultaat. Het zou mij niet bevreemden, dat enkele variëteiten van THIELE hun ontstaan hebben te danken aan knopmutatie. Wanneer iemand op een duizendtal planten van *roode Star* enten zou plaatsen van de *Eigenheimer* en later zou een *bonte roode Star* of een *groene roode Star* optreden, dan zou hij allicht de conclusie trekken, dat hij door entbastaardeering een nieuwe variëteit had verkregen. Zoo geeft de knol van *Geheimrat Appel* (zie SNELL 61) een uitstekend beeld van de teekening der *bonte roode Star*. Vermeld dient verder te worden dat de *Geheimrat Appel* ontstaan zou zijn uit *Weddingen* (U) en *Kuckuck* (R). *Weddingen* is op haar beurt ontstaan uit *Daber* (U) en *Phönix* (R). Opmerkelijk is nu, dat *Phönix* en *Prof. Wohltmann* beide zijn ontstaan uit een kruising van *Daber*  $\times$  *Erste v. Frömsdorf* (zie OBERSTEIN 41). En waar we zoeven reeds wezen op de bonte knollen in *roode Star* en *Prof. Wohltmann* is dus de mogelijkheid lang niet uitgesloten, dat ook *Geheimrat Appel* door knopmutatie is ontstaan. Afgaande op de beschrijving van SNELL zijn de verschillen tusschen sommige variëteiten van THIELE van denzelfden aard als die, welke we reeds zagen bij de vormen van *Prof. Wohltmann* en de *roode Star*. De oplossing van dit vraagstuk zou worden gegeven, indien bij verbouw van de chimaeren van THIELE, evenals bij andere chimaeren, weer de „Unterlage” en „Reis” als zuivere variëteiten te voorschijn zouden komen. Zoolang THIELE echter nadere bijzonderheden angstvallig als kweekersgeheim achterwege houdt, kan men over het ontstaan van zijn variëteiten alleen maar gissingen maken.

§ 3. *Aard der knopmutanten*

Van groot belang is de vraag of knopmutanten in gunstigen of ongunstigen zin afwijken van de oorspronkelijke variëteit. Reeds bij het stellen van de vraag dient echter onderscheid te worden gemaakt of men zich plaatst op het standpunt van den mensch, die zich de cultuurplant ten nutte wil maken, dan wel of men tracht na te gaan, wat voor de plant in haar strijd om het bestaan het beste is. Zoo is het *mannetje* in de *Eigenheimer* een voor de plant nuttige afwijking, wijl zij door haar sterken groei, groote wortelontwikkeling, lateren rijptijd en mindere vatbaarheid voor de gewone aardappelziekte een voorsprong heeft op de overige planten. Voor de cultuur echter is deze knopmutant een ongunstige afwijking. Toch loopen, bij wijze van spreken, deze belangen tot op zekere hoogte parallel; krachtige groei, groote opbrengst, groote weerstand tegen ziekten zijn zoowel voor den verbouwer als voor de plant voordeelig.

In de literatuur vindt men vele aanduidingen, dat mutanten in het algemeen zwakker zijn dan de oorspronkelijke vorm. Zoo zegt o. a. NILSSON EHLE (40): „die Neigung zur verminderten Vitalität, die bekanntlich die meisten bisher konstatierten sicheren Mutationen kennzeichnet u. s. w.”

MÜLLER (39) drukt zich aldus uit: „The explanation for this tendency for most changes to be degenerative . . . lies rather in developmental mechanics than in genetics. It is because the developmental processes are more unstable in one direction than another and easier to push „downhill” than up, and so any mutations that occur, are more apt to have these effects, than the other effects.” Het is waarschijnlijk, dat ook bij den aardappel den mutanten, die in ongunstigen zin afwijken, talrijker zijn dan die, welke in gunstigen zin afwijken.

Wanneer men echter nog een oogenblik uitgaat van de veronderstelling, dat bij *Solanum tuberosum* als botanische soort de gunstige en ongunstige knopmutanten tegen elkaar opwegen, dan behoeft dit nog geenszins het geval te zijn bij de in cultuur zijnde variëteiten. Hij, die voor het eerst aardappelen kweekt uit zaad, staat verwonderd over het groote aantal waardelooze zaailingen; kleine opbrengst, onregelmatige knolvorm, lange stolonen, groote vatbaarheid voor één der vele aardappelziekten en alle mogelijke ongunstige eigenschappen treft men daarbij aan. Van duizenden zaailingen zijn er slechts enkele voor de cultuur

geschikt. Terwijl de onderzoeker van bv. *Drosophila* alle exemplaren kan aanhouden, werkt degen, die den aardappel als materiaal voor onderzoek heeft gekozen, met variëteiten, die in een bepaalde, voor den mensch nuttige, richting zijn geselecteerd. De kans op gunstige knopmutanten wordt daardoor verkleind, die op ongunstige vergroot.

Op grond van deze overwegingen komt het mij zeer waarschijnlijk voor dat, gezien uit een landbouwkundig oogpunt, het aantal ongunstige knopmutanten het aantal gunstige overtreft. Ik maakte trouwens reeds melding van enkele vormen, die een kleiner opbrengst gaven. Bovendien mag niet uit het oog worden verloren, dat de verbouwer planten, die hem minderwaardig voorkomen, niet zal nemen voor stamselectie. De stamselectie, die, zij het dan ook toevallig, verschillende vormen te voorschijn deed komen, zal ons geen typen verschaffen, die op het eerste gezicht ongunstig afwijken. Deze worden of niet uitgezocht, of reeds spoedig opgeruimd. De gegevens, die de landbouwpraktijk in dezen kan leveren, zijn onvoldoende; opzettelijk genomen proeven moeten hier uitsluitsel geven.

---

## ZEVENDE HOOFDSTUK

### LANDBOUWKUNDIGE BETEKENIS

#### § 1. *Waarde van knopmutanten*

De waarde van knopmutanten wordt bepaald door den *aard* der verandering, het al of niet *constant* zijn en de *veelvuldigheid* waarmede ze optreden.

*Aard der verandering.*

Een aantal voorbeelden had betrekking op de *kleur van de schil*. Al naar de landstreek geeft de consument de voorkeur aan een bepaalde kleur, aangezien hij hierin een garantie meent te zien voor de kwaliteit. Witte of gele knollen bezitten het voordeel, dat ze bij 't rooien spoediger worden opgemerkt, waardoor minder knollen op het veld achterblijven; gekleurde knollen hebben het bezwaar, dat aantasting door *Phytophthora infestans* zeer licht aan de aandacht ontsnapt. Een karakteristieke kleurverdeeling (bv. *bonte roode Star*), vormt vaak een goed herkenningsteeken.

Een verandering in *rijptijd* heeft tengevolge een ongelijkmatige kwaliteit. Het veelvuldig optreden van *mannetjes*-achtige planten in een vroege variëteit verlaat den rooitijd, waardoor de kans op een goede prijs wordt verkleind. Bij late variëteiten heeft een nog latere knopmutant tengevolge, dat de werkzaamheden te veel naar den winter worden verschoven, terwijl sommige jaren deze planten niet tot volle ontwikkeling komen. Een vroeger rijpende knopmutant zou voor late variëteiten (zooals b.v. de *roode Star*) een groot voordeel zijn.

De *loofontwikkeling* is van belang in verband met de onkruidbestrijding, het rooien en de bemesting.

Een verandering in *knolvorm* en *knolzetting*, zooals b.v. voorkomt bij de *mannetjes Eigenheimer* is zeer ongewenscht; de *Eigenheimer met korte stolonen* bezit het groote voordeel, dat het rooien

wordt vergemakkelijkt en dat minder knollen worden beschadigd.

Van de *bonte roode Star* en de *goudrandjes* wordt vermeld, dat de *smaak* beter is dan van de oorspronkelijke variëteit; hierover valt echter niet te twisten. Van de *goudrandjes* is bekend, dat ze later uitloopen, een eigenschap, die de kwaliteit ten goede komt. Door VON LOCHOW zijn enkele stammen geïsoleerd, die een hooger *zetmeelgehalte* schenen te bezitten (zie blz. 97); ook LUNDBERG geeft hiervan een voorbeeld (blz. 98). Verder wordt melding gemaakt van verandering van *kleur van het vleesch*, een eigenschap, waaraan de consument groote waarde hecht. Het optreden van geelvleezige knopmutanten verdient onze aandacht in verband met het vraagstuk der aardappelwratziekte. Er bestaat thans in Nederland behoefte aan variëteiten, die weinig vatbaar of onvatbaar zijn voor deze kwaal. In Engeland en Schotland bezit men een sortiment „immune varieties”, die echter het bezwaar hebben, dat ze witvlezig zijn. Een geelvleezige knopmutant in een witvleezige variëteit, welke overigens voldoet aan de eischen, die men in ons land stelt, zou dus van groote waarde zijn.

Ten aanzien van de vatbaarheid voor *ziekten* kan worden opgemerkt, dat enkele gevallen bekend zijn, dat de vatbaarheid voor *Phytophthora infestans* was veranderd. De *roode Star* stam 30-SIPMA en de stam A25-TERPSTRA maken het gewenscht, dat nadere onderzoekingen worden verricht aangaande de vatbaarheid voor het „vuur” en de bladrolziekte. Het laatste is vooral van belang in verband met de degeneratie; ik kom daarop nog nader terug.

De gegevens aangaande de *Marjolin* (blz. 18, No. 2) en de *Great Scot* (blz. 25, No. 63) openen de mogelijkheid, van bepaalde variëteiten, die geen bloemen geven of deze voor het opengaan laten vallen, nakomelingen te winnen.

Gezien uit een landbouwkundig oogpunt is verder de factor *opbrengst* van groote waarde. Hierbij wil ik wat uitvoeriger stilstaan.

DARWIN vermeldt het ontstaan van een knopmutant, die een hooger opbrengst gaf en groote verbreiding vond (blz. 19 No. 13).

Door VON LOCHOW werd stamselectie uitgeoefend bij de *Prof. Wohltmann*. Uit de nevenstaande tabel, ontleend aan een artikel van VON LOCHOW (32) blijkt, dat het opbrengend vermogen der stammen verschillend was. In deze tabel is aangegeven het rangnummer, dat een bepaalde stam verkreeg; boven elke kolom is vermeld het aantal stammen, dat werd vergeleken. Zoo werden dus in 1903 in totaal 57 stam-

men verbouwd, waarvan stam 2 bv. No. 27 was in opbrengst, stam 31 stond bovenaan, enz.

Stam No.	Spits- of breed- bladig.	1903 57 stammen	1904 33 stammen	1905 24 stammen	1906 26 stammen	1907 18 stammen
2	br.	27	28	20	22	17
4	sp.	3	8	7	14	7
7	sp.	2	17	13	5	13
10	br.	5	23	22	2	10
28	br.	9	25	23	3	18
31	sp.	1	18	8	12	5
34	sp.	7	4	10	10	6
36	sp.	6	6	9	9	3
51	sp.	4	1	2	11	8
57	sp.	57	33	—	—	—
4b	sp.	—	—	—	1	1

Enkele stammen van VON LOCHOW werden verbouwd door de *Deutsche Kartoffelkulturstation* in 1909. De opbrengsten waren als volgt:

	Knollen per H.A.	% Zetmeel*	opbr. zetmeel
gewone <i>Wohltmann</i>	27010 K.G.	19.3	5230 K.G.
stam 10	26830 „	18.3	4920 „
„ 34	30520 „	19.8	6010 „

Een proef van de *Agrikulturchemische Versuchsstation te Berlijn* gaf de volgende uitkomsten:

Stam No.	Opbrengst per H.A.	% Zetmeel	Totaal zetmeel
4	27827 K.G.	18.6	5176 K.G.
7	24195 „	18	4355 „
10	26091 „	16.7	4357 „
34	30190 „	17.5	5283 „

Nadrukkelijk wordt nog vermeld, dat deze vier stammen volkomen gezond waren.

LUNDBERG vond volgens WOLLENWEBER (72) de volgende uitkomsten, bij drie verschillende vormen van één zaailing van *Alabaster* × *Klio*:

Proef te Svalöf:	Opbrengst	Zetmeel
vorm a	23580 K.G.	16.5 %
„ b	22680 „	16.4 „
„ c	14440 „	13.8 „
Proef te Böketofta:		
vorm a	21600 K.G.	16.9 %
„ b	19980 „	15.7 „
„ c	13320 „	12.5 „

Bij de *roode Star* heb ik proeven genomen met drie stammen, die duidelijk verschillen in bladontwikkeling. De uitkomsten wijzen ook hier op een verschil in opbrengend vermogen. Aangezien deze stammen niet ziektevrij waren, is tevens aangegeven het aantal zieke planten; deze werden gedurende den groei gemerkt en later afzonderlijk geoogst en gewogen. De uitkomsten waren als volgt:

Proef 1921	Opbrengst in K.G.				Aantal zieke planten	
	aantal planten	Groote knollen	Kleine knollen	Totaal	Bladrol-ziek	Mozaïek-ziek <sup>1)</sup>
Stam 30 Sipma	224	156	48	204	3	7
Stam 28 Sipma	224	173.5	45.5	219	0	25
Stam v. d. Meer	224	163	50	213	1	28
Proef 1922						
Stam 30 Sipma	400	399	77	476	23	53
Stam 28 Sipma	400	431	81	512	0	63
Stam v. d. Meer	400	402	84	486	0	63

Beide jaren heeft dus stam 28 de hoogste opbrengst gegeven. Stam 30 stond beide jaren het laagst (het laatste jaar is de uitkomst van dezen stam ongunstig beïnvloed door het grootere aantal zieke planten).

<sup>1)</sup> Bij de *roode Star* vindt men vaak planten, die zijn aangetast door mozaïek-ziekte, doch die in ontwikkeling en opbrengst weinig achterstaan bij gezonde. Hiertoe behooren ook de mozaïekzieke planten, die hier zijn aangegeven.



Ook een andere proef in 1922 wijst geheel in dezelfde richting. Een nauwkeurige vergelijking was hier evenwel niet mogelijk, doordat tijdens den groei alle zieke of eenigszins verdachte planten werden verwijderd en de aantallen voor de verschillende stammen aanmerkelijk uiteenliepen. De uitkomst was als volgt:

	Opbrengst in K.G.				
	Oppervlakte	Aantal geoogste planten	Groote knollen	Kleine knollen	Totaal
Stam 30 Sipma	1.2 Are	258	296	69	365
Stam 28 Sipma	1.2 Are	331	353	62	415
Stam v. d. Meer	1.2 Are	352	340	67	407

Ook hier heeft stam 28 de hoogste opbrengst gegeven, ofschoon het aantal planten kleiner was dan bij stam v. D. MEER. Nu behooren stam 28 en stam v. D. MEER beide tot de „lichte typen”, zoodat rekening moet worden gehouden met de mogelijkheid, dat mozaïekziekte in het spel kan zijn. Opmerkelijk is echter, dat stam 28 „bonter” in het loof was, dan stam v. D. MEER. Ook door SIPMA werd reeds geconstateerd, dat stam 28 zeer goede opbrengsten gaf en dit is dan ook de reden geweest, dat deze werd aangehouden niettegenstaande stam 30, afgaande op het loof, altijd veel beter scheen.

Overeenkomstige proeven werden door mij genomen met een tweetal *Eigenheimer*-stammen van IJPEIJ en een massaselectie. In onderstaande tabel is met letter A aangeduid de stam met korte stolonen (blz. 54),

Proef 1921		Opbrengst in K.G.			Zieke planten op 6 Juli				
Selectie	Aantal planten	Groote	Kleine	Totaal	Mozaïek	Bladrol	Rhizoc-tonia	Ringvuur	Zwartb.heid
A.	250	229	40	269	9	0	3	0	1
B.	250	206	42	248	8	0	2	0	1
C.	250	205	38	238	12	0	5	4	0
Proef 1922									
A.	500	456	63	519	12	3	4	2	0
B.	500	415	68	483	18	0	4	1	1
C.	500	390	72	462	35	0	3	6	0

met B de stam, die sommige jaren kleine besjes vormt (blz. 38), terwijl C een massaselectie is, die in 1921 in de hoogste rubriek stond bij de keuring te velde der Friesche Maatschappij van Landbouw. Ook hier werden de zieke planten gedurende den groei gemerkt en afzonderlijk gewogen en verwijderd.

Beide jaren stond stam A bovenaan in opbrengst. Trouwens door IJPEIJ, die de beide eerste stammen gedurende een zestal jaren op zijn bedrijf verbouwde, werd stam A vanwege zijn opbrengst geprefereerd. Beide stammen hebben meer opgeleverd dan de massaselectie. Het grooter aantal zieke planten van C maakt evenwel een nauwkeurige vergelijking onmogelijk.

De stammen van NOTENBOOM (zie blz. 48 en 49) geven eveneens verschillen in opbrengst. Het aantal planten liep uiteen van 165—208; de aantallen zijn te klein om veel waarde te hechten aan de absolute cijfers. Wel valt hieruit een conclusie te trekken aangaande de verhouding tusschen groote en kleine knollen. Omgerekend per 100 planten waren de opbrengsten in K.G. als volgt:

	Groote	Poters	Kriel	Totaal
Stam 4	28	65	6	99
Stam 7	34.5	61	6	101.5
Stam 8	21	64.5	5	90.5
Stam 9	38.5	43	4	85.5
Stam 10	39	45	2.5	86.5

Voor al de stammen 4 en 8 hebben veel poters geleverd en weinig groote knollen, terwijl 9 en 10 aanmerkelijk meer groote en minder poters hebben opgebracht. In sterke mate spreken ook de verschillen voor de opbrengsten aan kriel. Ondanks de hooge totaalopbrengsten van 4, 7 en 8, was toch de handelswaarde kleiner dan van 9 en 10.

Door C. M. v. D. SLIKKE, Rijkstuinbouwconsulent voor Friesland, werden uit de *Eersteling* 12 stammen geïsoleerd. Hierbij konden drie typen worden onderscheiden nl. hooge, middelhooge en lage. De eerste keer, dat de opbrengst werd bepaald, bleek, dat het hooge type, dat ook later in ontwikkeling was, bovenaan stond. Deze opbrengstbepaling geschiedde, nadat de planten vrijwel geheel waren uitgerijpt. Aangezien echter bij de vroege variëteiten alles in het werk wordt gesteld om den rooitijd te vervroegen, werden ook proeven genomen, waarbij de planten vroeg werden gerooid.

In onderstaande tabel is de uitkomst van deze proeven schematisch weergegeven. De getallen geven aan de gemiddelde opbrengst per plant in K.G., terwijl de cijfers tusschen haakjes de percentages aangeven van de gemiddelde opbrengst per plant van alle stammen. De streepjes beteekenen, dat de uitkomsten wegens het wegblijven van planten of het optreden van ziekten niet betrouwbaar waren.

Stam	1919	1920 <sup>1)</sup>		1921		1922	Gem. per-centage	
	Laat gerooïd	vroeg gerooïd	midden laat	vroeg gerooïd	laat gerooïd	vroeg gerooïd	van totaal	van vroeg rooien
1	1.22 (87)	0.790 (89)	0.327 (70)	0.58 (95)	—	1.13 (82)	(85)	(87)
2	1.44 (102)	0.930 (105)	0.438 (94)	0.70 (113)	—	1.61 (118)	(106)	(112)
3	1.12 (79)	0.910 (103)	0.321 (69)	0.64 (105)	—	1.37 (100)	(91)	(103)
4	1.47 (104)	0.780 (89)	0.421 (91)	0.56 (116)	1.11 (100)	1.22 (89)	(98)	(97)
5	1.65 (117)	0.860 (97)	0.623 (137)	—	1.46 (131)	—	(121)	(97)
6	1.42 (101)	0.885 (100)	0.184 (40)	0.59 (97)	0.98 (89)	1.21 (88)	(86)	(95)
7	1.45 (103)	0.745 (84)	0.390 (84)	0.62 (101)	1.05 (95)	—	(93)	(93)
8	1.34 (95)	0.915 (103)	0.550 (118)	0.63 (103)	0.98 (89)	1.38 (101)	(101)	(102)
9	1.32 (94)	0.945 (107)	0.555 (119)	0.64 (105)	1.05 (95)	1.47 (107)	(105)	(106)
10	1.43 (102)	0.990 (112)	0.538 (116)	0.49 (80)	1.03 (93)	1.19 (87)	(98)	(93)
11	1.66 (118)	0.995 (112)	0.615 (133)	0.66 (108)	1.07 (96)	1.47 (107)	(112)	(109)
12	1.41 (104)	0.885 (100)	0.596 (128)	—	1.24 (111)	1.67 (122)	(113)	(111)
	1.41 (100)	0.886 (100)	0.464 (100)	0.611 (100)	1.11 (100)	1.37 (100)		

Stam 5 behoort tot het hooge late type; hij heeft bij laat rooien steeds zeer hooge opbrengsten gegeven, doch moest in 1922 worden opgeruimd wegens het optreden van mozaïekziekte. Stam 12 behoort tot het middelhooge type en levert goede opbrengsten. De stammen 9, 2 en 11 (alle lage typen) hebben, vooral bij niet te laat rooien, goede uitkomsten gegeven. Hoewel de percentages geen wiskundig juiste maatstaf zijn voor de waardebeoordeeling kunnen ze wel dienen als richtsnoer bij de keuze der stammen.

De *groene roode Star* (zie blz. 45 No. 5) en het *frambozenblad* (blz. 42 No. 15) geven slechts een geringe opbrengst; bij de laatste is het aantal

<sup>1)</sup> De twee proeven werden genomen op twee verschillende plaatsen, de proef met vroeg rooien op zeer vruchtbaren grond, de andere op land, dat zeer schraal was bemest.

knollen zeer talrijk, (plm. 30 à 40 per plant) doch het meerendeel bereikt slechts de grootte van een poter. Ook de *witvleezige Zeeuwsche bonte* (blz. 50 No. 3) is een vorm met geringe opbrengst.

#### Constantheid.

Als tweede punt, waarvan de waarde der knopmutanten afhangt, werd genoemd het *al of niet voldoende constant* zijn. In hoofdstuk III is reeds gewezen op den terugslag. In de *blauwe Eigenheimer* vindt men af en toe weer gele knollen. Door J. TUINGA te Beetgum werden in 1922 per H.A. gevonden 12 gele knollen en 20 knollen, die gedeeltelijk blauw en gedeeltelijk geel waren. Wanneer nu het aantal planten per H.A. wordt gesteld op 33.000 en het aantal knollen per plant op 15, worden ongeveer 500.000 knollen verkregen; hierin werden 32 afwijkende knollen gevonden. Op elke 16.000 zou dus ongeveer 1 afwijkende zijn voorgekomen. Bij de experimenten vermeld in hoofdstuk IV kwamen 2 knollen voor, die gedeeltelijk geel waren; het aantal blauwe bedroeg 1285, wat dus een verhouding zou geven van 1 op plm. 650. In 1923 werden door mij verbouwd 900 *blauwe Eigenheimer* planten van dezelfde herkomst, die ongeveer 12.000 knollen gaven. Hierin traden geen gele op. Ook door TUINGA werd dat jaar geen terugslag gevonden.

Op 120 planten van *bonte roode Star* kwam in 1923 één knol voor, die voor de helft geheel rood was. Het aantal knollen per plant op 15 stellende, zou dat worden 1 op 3600. Ook verbouwers van *bonte roode Star* vinden af en toe een gewone *roode Star*. Bij de *groene roode Star* trad in 36 planten 1 roode stengel te voorschijn; het aantal stengels per plant stellende op plm. 4 wordt dit 1 op ongeveer 140. Ook bij de *bonte blauwe Eigenheimer* kwam een terugslag voor in ongeveer dezelfde mate. De laatste twee knopmutanten zijn echter niet op groote schaal verbouwd. Van de *blauwe Eigenheimer* en de *bonte roode Star* kan worden gezegd, dat de terugslag zeer gering is en dat ze, uit een landbouwkundig oogpunt gezien, geen rol speelt.

Geheel anders staat het met de *goudrandjes*. Door TUINGA werd in 1923 plm. 0.1 H.A. *goudrandjes* aangegeven voor de keuring te velde. Eenigen tijd na opkomst bleek, dat in ongeveer 10% der planten groter of kleiner gedeelten weer geheel overeenkwamen met de *Eigenheimer*. Sommige planten vertoonden het slechts voor enkele blaadjes, andere voor meer bladen en enkele in één of meer stengels. Aangezien deze sterke terugslag ook vóór dien tijd was opgemerkt, waren in die

richting enkele proeven genomen, waaruit was gebleken, dat de knollen van dergelijke planten voor een grooter of kleiner deel gewone *Eigenheimers* geven. De aanvraag voor de keuring van het bovengenoemde veld werd daarom ingetrokken. Ik betwijfel of de *goudrandjes* voldoende constant zijn te verkrijgen.

#### Veelvuldigheid.

De kans knopmutanten te vinden, hangt af van de *veelvuldigheid*, waarmee deze optreden. Teneinde hiervan eenig idee te geven, worden hier enkele cijfers genoemd. De *blauwe Eigenheimer* is voorzoover bekend slechts éénmaal gevonden. De *bonte roode Star* daarentegen vele malen; in Hoofdstuk III werden reeds enkele verbouwers vermeld. Wanneer men aanneemt, dat in elke H.A. *roode Star* wel 1 bonte knol is te vinden, is dit waarschijnlijk niet ver van de waarheid. De *groene roode Star* is niet zoo vaak gevonden. Van de *goudrandjes* en het *frambozenblad* is mij slechts één geval bekend, van de *loofkelken* twee, van de *bruine Eigenheimer* drie. De *mannetjes-Eigenheimers* treden vrij veel op. In een 6 tal stammen *Eigenheimer* elk van 500 planten zag ik in één stam 7 *mannetjes*; waarschijnlijk is de aanname van 1 op 2000 niet ver van het gemiddelde. De *groene Bravo* komt zeer waarschijnlijk nog in sterkere mate voor. Merkwaardig en op het eerste gezicht hiermede in strijd schijnend, zijn de uitkomsten van sommige selecties. IJPEIJ hield drie stammen over, die alle drie verschillend waren; HOEKSTRA 4 stammen, waarvan er één later rijp was; bij de 5 stammen van NOTENBOOM zijn duidelijk drie verschillende vormen te onderscheiden. SIPMA hield twee stammen aan, die groote verschillen vertoonden. Men dient echter te bedenken, dat bij de *mannetjes-Eigenheimer*, *bonte roode Star*, enz. telkens sprake was van één bepaald kenmerk, terwijl de stammen in allerlei kenmerken kunnen verschillen; hierdoor wordt dus de kans vergroot. Bovendien worden planten, die eenigszins afwijken, min of meer onbewust gekozen. Zoo werden door mij in Augustus 1919 bij HOEKSTRA een aantal planten gezocht uit plm. 1.5 H.A. *roode Star*. Het gewas vertoonde reeds duidelijk sporen van rijpen en planten lijdende aan mozaïekziekte waren reeds geheel afgestorven. Na alle akkers zorgvuldig te hebben afgezocht, werden een 20 tal planten gevonden met mooie gezonde frissche bladeren en overigens goede eigenschappen. Wanneer in zoo'n veld slechts enkele planten voorkomen van een later rijpenden vorm, is de kans groot, dat één er van wordt gekozen. Op soortgelijke wijze kan het zijn gegaan met de stammen *Bravo*; de nos.

4 en 9 maken in het begin van den groeitijd door hun donkere kleur een mooien indruk en worden daardoor bij het zoeken van uitgangsmateriaal voor selecties zeer gemakkelijk gekozen. Iemand, die jaren lang dezelfde variëteit heeft verbouwd of dagelijksch vele planten van één of enkele variëteiten onder oogen krijgt, wordt op het laatst reeds op een afstand getroffen door zeer kleine verschillen, welke een ongeoeffend oog zelfs bij nauwlettend toezien vaak nog over het hoofd ziet.

#### Verbreiding van enkele knopmutanten.

Aangezien in landbouwstatistieken geen melding wordt gemaakt van de variëteiten kunnen we geen absolute cijfers geven. Van de verbreiding kan men zich evenwel eenig idee vormen door de aangiften voor de keuringen van gewassen te velde. Zoo werden door de Friesche Maatschappij van Landbouw de volgende oppervlakten (uitgedrukt in H.A.) goedgekeurd:

	<i>Eigenheimer</i>	<i>Blauwe Eigenheimer</i>
1919	662	21
1920	672	20.5
1921	862	16
1922	767	16
1923	798	26.75

Ongeveer 2,5 à 3% van de *Eigenheimers* behoorde dus tot de *blauwe Eigenheimers*.

Verder werden goedgekeurd:

	<i>Roo de Star</i>	<i>Bonte roode Star</i>
1919	327	1.3
1920	289	2.0
1921	200	4.0
1922	358	10.25
1923	377	13.25

De *bonte roode Star* is voor het eerst gekeurd in 1919; ze is trouwens ook van veel lateren datum dan de *blauwe Eigenheimer*. Het aantal H.A. is steeds toegenomen en wordt nog voortdurend grooter. Naar schatting is de oppervlakte van de *bonte roode Star* thans 2 à 3% van die der *roode Star*, wat, in aanmerking genomen de groote verbreiding van deze laatste (ze neemt in Friesland na de *Eigenheimer* de tweede plaats in), reeds een aanzienlijke oppervlakte wordt.

§ 2. *Stamselectie, keuring te velde, nomenclatuur*

**S t a m s e l e c t i e**

Hoewel de stamselectie reeds vroeger door enkele vooruitstrevende practici werd toegepast, kan toch niet worden ontkend, dat deze tot voor korten tijd nog weinig verbreiding had gevonden. De onderzoekingen van QUANJER en OORTWIJN BOTJES hebben nieuwe wegen aangewezen voor het in stand houden van bestaande variëteiten en de laatste jaren vindt de stamboomteelt meer en meer toepassing. Het ligt voor de hand, dat beide onderzoekers zich hebben geplaatst op een phytopathologisch standpunt en zich vrij wel uitsluitend hebben laten leiden door de gedachte, de gezonde planten zoo lang mogelijk gezond te houden. Overtuigd van de groote beteekenis der verschillende ziekten, heeft men zich echter bij het propageeren der stamselectie niet kunnen behoeden tegen een zekere eenzijdigheid. Alle aandacht werd geconcentreerd op de zg. degeneratieziekten, terwijl andere eigenschappen hierbij niet of slechts als *quantité négligeable* werden genoemd. De practijk heeft bewezen, dat deze eenzijdigheid tot nadeelige gevolgen kan leiden. Een sprekend voorbeeld levert de *roode Star* stam 30-SIPMA. Deze stam, die door zijn prachtig gezond blad eenige jaren als „de toekomst van Friesland” werd beschouwd en bij de keuringen te velde twee achtereenvolgende jaren de hoogste onderscheiding ontving, bleek later waardeloos te zijn. Ik behoef echter soortgelijke gevallen hier niet te herhalen. Uit de verschillende vermelde feiten kan de conclusie worden getrokken, dat men bij de keuze van uitgangsmateriaal voor selectie en bij de beoordeeling van verschillende stammen niet alleen aandacht moet schenken aan ziekten, die met het pootgoed overgaan, doch tevens aan alle eigenschappen, die voor de cultuur van waarde zijn.

Degeen, die zich bezig houdt met selectie, zal in de eerste plaats zijn voordeel moeten verwachten van het ziektevrij houden zijner planten. De kans, dat hij een nieuwen knopmutant vindt, die uitmunt door gunstige eigenschappen, is uit den aard der zaak niet groot. Veelal zal blijken, dat de gunstige eigenschappen van het uitgangsmateriaal een gevolg waren van gunstige omstandigheden van ontwikkeling. Hier-tegenover staat echter het groote voordeel, dat een gunstige knopmu-

tant zijn hogere waarde behoudt, terwijl een stam, die zijn waarde dankt aan de afwezigheid of het sporadisch voorkomen van ziekten, alleen door voortdurende zorg op hetzelfde niveau kan worden gehouden. Wanneer bijv. blijkt, dat een der *Bravo*-stammen doordat hij minder te lijden heeft van *Phytophthora infestans*, in doorsnee hooger opbrengsten geeft dan andere gezonde stammen *Bravo*, zal hij op den duur de overige *Bravo*'s kunnen vervangen. Dat men daarbij ook de andere eigenschappen niet uit het oog mag verliezen, behoeft geen nader betoog.

Nog in een ander opzicht is de stamselectie van belang. In het voorgaande had ik vooral het oog op de gunstige knopmutanten. Er zijn echter ook verscheiden voorbeelden vermeld, dat planten optraden van geringer cultuurwaarde, terwijl er tevens op werd gewezen, dat het aantal ongunstige mutanten waarschijnlijk veel grooter is dan men vermoedt. Wanneer dergelijke planten verspreid tusschen de andere voorkomen, zijn ze in verreweg de meeste gevallen niet te onderscheiden van modificaties. Zonder stamselectie worden ze steeds weer verbouwd.

Men mag dus concludeeren, dat de stamselectie in tweeërlei opzicht van belang is en wel door het benutten van de gunstige knopmutanten en verder door het uitschakelen van de minderwaardige.

Volledigheidshalve zij hier nogmaals gewezen op het feit, dat de praktijk zonder te vragen naar het hoe en het waarom zich vaak op het standpunt heeft geplaatst, dat tusschen de gezonde planten van een bepaalde variëteit groote verschillen kunnen voorkomen. De „Staudenauslese“, „Formentrennung“, „Linientrennung“ (zie SNELL (61), FRUWIRTH (27) e. a.) die men in Duitschland heeft toegepast, berusten op dezelfde gedachte. Zooals in vele gevallen is hier de praktijk de wetenschap vooruit geweest. BAUR (2) drukt zich, nadat hij een beschrijving heeft gegeven van het „Verfahren“ bij de „Individualauslese mit Bewertung der Einzelindividuen auf Grund ihrer Nachkommenschaft“ aldus uit: „Es ist lange vor seiner *theoretischen* Begründung von scharfsichtigen *Praktikern* ausgebildet worden, es ist aber auch von wissenschaftlichen Standpunkte aus gesehen unbedingt *richtig*“.

Lijnrecht tegenover deze uitspraak staat de meening van EAST (22). Op grond van waarnemingen bij ruim 700 variëteiten komt hij tot de conclusie: „There is no reason to recommend asexual selection as a commercial mean of actual improvement“. Ik hecht echter aan de



meening van EAST slechts geringe waarde. Want afgezien nog van de mogelijkheid, dat de Amerikaansche variëteiten minder heterozygoot zijn dan de onze, waardoor de kans op het zichtbaar worden van knopmutanten (en mogelijk ook het ontstaan) kan worden verkleind, is juist het werken met een verwarrend groot aantal variëteiten het beste middel knopmutanten over het hoofd te zien. Het aandachtig beschouwen van een groot aantal planten van enkele variëteiten, die men dagelijks observeert en door en door kent, biedt de meeste kans, dat kleine afwijkingen niet aan de aandacht ontsnappen.

#### Keuring te velde.

Bij de keuring te velde heeft men ten opzichte van de knopmutatie tot nog toe geen duidelijk uitgesproken standpunt ingenomen. Terwijl men aan den eenen kant aanneemt, dat alle exemplaren van een bepaalde variëteit, mits vrij van ziekten, gelijkwaardig zijn, heeft men aan den anderen kant de *blauwe Eigenheimer* en de *bonte roode Star* b.v. als afzonderlijke variëteiten beschouwd. De laatste jaren is echter duidelijk gebleken, dat tusschen de stammen van dezelfde variëteit belangrijke verschillen kunnen voorkomen, die tijdens de keuring niet of onvoldoende zijn te constateeren. Wanneer in de toekomst, en alle teekenen wijzen hierop, de stamselectie meer en meer zal worden uitgeoefend, zullen de moeilijkheden, die men reeds thans ondervindt, ongetwijfeld toenemen. Men dient dus tijdig de bakens te verzetten. Het komt mij voor, dat dit het best kan geschieden door de taak der keuringsdiensten uit te breiden. De veelbelovende stammen, die men in de praktijk aantreft, zal men nauwkeurig met elkaar moeten vergelijken. Door het *Centraal Comité inzake keuring van gewassen te Wageningen*, is in deze richting reeds een stap gedaan door de *Regeling voor de Preferentverklaring*. Aanvankelijk was deze vrijwel alleen gebaseerd op ziekten. Later heeft men, mede naar aanleiding van de ervaringen met stam 30-SIPMA, de bepaling opgenomen, dat het predicaat Preferent niet wordt toegekend, wanneer blijkt, dat een bepaalde stam (afgezien van ziekten en gemis aan éénvormigheid) ongunstige eigenschappen bezit. Deze bepaling is eenigszins negatief en de volgende stap zal m. i. moeten zijn een waardebeoordeeling, waarbij rekening wordt gehouden met alle mogelijke eigenschappen, die voor de cultuur van belang zijn.

Verder wordt bij de keuring te velde groote waarde gehecht aan de „*raszuiverheid*”. Wanneer in een gewas enkele planten worden aangetroffen met andere bloemkleur of anderen habitus, wordt dit doorgaans

afgekeurd. De afwijkende planten worden beschouwd als een vermenging en men ziet hierin een bewijs van slordigheid van den verbouwer. Toch zal men hierbij niet te lichtvaardig te werk mogen gaan, aangezien de knopmutatie in vele gevallen de oorzaak kan zijn.

#### Nomenclatuur.

Voor knopmutanten, die duidelijk afwijken van de oorspronkelijke variëteit, vindt de praktijk reeds spoedig een kenmerkenden naam, bv. *blauwe Eigenheimer*, *bonte roode Star*. Wanneer echter geen duidelijke verschillen voorkomen wordt dit zeer moeilijk. De praktijk gebruikt als aanduiding meestal den naam van den selecteur. Deze methode heeft echter het bezwaar, dat men niet weet of tusschen de stammen van diverse verbouwers werkelijk verschillen voorkomen, terwijl bovendien stammen van denzelfden selecteur niet indentiek behoeven te zijn. Wanneer een waardebeoordeeling zou plaats vinden op de wijze, als zoo-even is aangegeven, zou men aan deze bezwaren tegemoet kunnen komen, door achter den naam van de variëteit het woord type te plaatsen met den naam van den selecteur, die een bepaalden vorm het eerst heeft gevonden. Men zou dan bv. kunnen spreken van *Bravo type 4 NOTENBOOM*, *roode Star type 28-SIPMA*. Wordt later een stam gevonden, die met een bekenden stam overeenkomt, dan kan de eerste naam worden behouden, aangezien het woord type minder eng begrensd is, dan het woord stam. Door de registratie en contrôle bij de keuring te velde zou men een bepaald type en een bepaalde herkomst kunnen garandeeën. Bovendien zou op deze wijze tevens kunnen worden nagegaan, hoe de verschillende stammen in de grootcultuur voldoen.

De wenschelijkheid van een goede regeling voor het onderzoek en de benaming der stammen moge blijken uit de verwarring, die er op dit gebied heerscht in Duitschland. Aan SNELL (61) zijn de volgende gevallen ontleend:

DR. CLAUSEN, Heide in Holstein. *Auf der Höhe*. Abst. Findlay's Up to date (systematische Staudenauslese seit 1908) Up to date-Typus.

H. LEMBKE, Poel. *Auf der Höhe*. Abst. Findlay's Up to date (Linientrennung mit Leistungsprüfung). Hoher Up to date-Typus.

EDUARD MEIJER, Friederichswerth. *Wohlthmann-Krone*. Abst. Cimal's Prof. Wohlthmann (Staudenauslese seit 1905) Schmalblättriger Wohlthmanntypus.

RAECKE, Hemsdorf. *Zuverlässige*. Abst. Modrow's Industrie (Linienzüchtung seit 1911) Breitblättriger Industrietypus.

DR. ROESICKE, Görsdorf. *Grösdorfer Industrie*. Abst. Modrow's Industrie. Industrietypus.

BAYERISCHE SAATZUCHTANSTALT, Weißenstephan. *Waräyer*. Abst. Prof. Wohltmann (Staudenauslese mit fortgesetzter Individualzüchtung). Schmalblättriger Wohltmannntypus.

<i>Bojer</i>	}	Beide breitblättrige Wohltmannntypen.
<i>Wickinger</i>		

Zoowel in de benaming als in het aangeven der werkmethode en de beschrijving der eigenschappen, ontbreekt alle systeem. De keuze van een waardevollen stam wordt daardoor voor den aardappelverbouwer zeer bemoeilijkt. Aan den anderen kant geven de aanduidingen „Hoher” Up-to-date-Typus, „Schmalblättriger” en „Breitblättriger” weer duidelijke voorbeelden, dat de selecteur de variëteiten onderverdeelt.

### § 3. *Knopmutatie en „veroudering”*

In de inleiding werd medegedeeld, dat verschillende degeneratieziekten oorzaak kunnen zijn, dat variëteiten na verloop van eenige jaren „verouderen” en op den duur geheel waardeloos worden voor de cultuur. Verder werd melding gemaakt van gevallen, die er op wijzen, dat knopmutanten kunnen optreden, waarvan de vatbaarheid voor een dezer ziekten is veranderd. In de praktijk heerscht de meening, dat tusschen de stammen vaak verschillen in resistentie voorkomen. Een klein verschil in vatbaarheid kan echter alleen met zekerheid worden geconstateerd door opzettelijk genomen besmettingsproeven. Door een aantal gezonde planten van verschillende stammen volgens een bepaald systeem uit te poten in de nabijheid van zieke planten, zal men de besmettingskansen voor alle stammen vrijwel gelijk kunnen maken. De stammen van verschillende keuringsdiensten kunnen hiervoor uitstekend uitgangsmateriaal leveren. Ik acht het van het allerhoogste belang, dat dergelijke proeven worden genomen. Het winnen van nieuwe variëteiten uit zaad en de hiermee samenhangende variëteitsproeven, de keuring te velde en de stamselectie zijn grootendeels een strijd tegen de degeneratieziekten. Elk middel, dat ons in dezen kan helpen, moet worden aangegrepen. Stammen met minder resistentie hebben niet alleen het nadeel, dat ze vlugger degenereren, doch verhoogen tevens het besmettingsgevaar voor de overige. Planten met grooter resistentie zouden het belangrijke voordeel opleveren, dat ze met minder moeite

op peil konden worden gehouden en dat ze er toe zouden bijdragen, waardevolle variëteiten langer (of blijvend?) tegen achteruitgang te behoeden. Men zou dan een variëteit, die moeilijk is te overtreffen in cultuurwaarde, nog een graad hebben verbeterd, terwijl men bovendien de variëteit behield, die men door jarenlange cultuur in al haar bijzonderheden kent; voor een rationeele cultuur en voor den handel zijn dit belangrijke voordeelen.

Nog op andere wijze bestaat er verband tusschen knopmutatie en „veroudering”, althans wanneer men „veroudering” opvat in dien zin, dat de cultuurwaarde geleidelijk afneemt. Toen in de inleiding de vraag werd besproken of bij vegetatieve voortplanting geleidelijke veranderingen voorkomen, luidde het antwoord, dat een dergelijk proces voor de *exemplaren* van een bepaalde variëteit nooit is aangetoond. Dit antwoord beteekent echter niet, dat een geleidelijke verandering onmogelijk is voor de *groep van planten*, welke men onder den naam van variëteit samenvat. Bij de vermeerdering van den aardappel wordt doorgaans gebruik gemaakt van kleine knollen en hoewel tegenwoordig aan de keuze van het pootmateriaal veel meer zorg wordt besteed dan vroeger, kan niet worden ontkend, dat op vele plaatsen deze zorg zich niet verder uitstrekt dan tot het nemen van de zeer kleine poters. Hieruit volgt dus, dat in zoo’n geval de planten met een groot aantal kleine knollen relatief sterker worden vermenigvuldigd dan de planten waarvan de opbrengst hoofdzakelijk bestaat uit groote. Bij *Bravo stam 4* van NOTENBOOM zagen we ruim 2 maal zooveel kriel als bij stam 10; het *frambozenblad* levert minstens 3 keer zooveel poters als de doorsnee-*Eigenheimer*. De invloed van zoo’n proces moet men niet te gering achten. Als voorbeeld is in nevenstaande tabel aangegeven het verloop van de verhouding, wanneer men uitgaat van de veronderstelling, dat het eerste jaar tegen elke 2000 normale planten er één voorkomt, die 2 of 3 maal zooveel poters levert.

Bij een tweemaal zoo sterke vermeerdering ziet men reeds in het twaalfde jaar, dat minderwaardige en goede planten even sterk vermenigvuldigd zijn, bij een driemaal zoo sterke vermeerdering komt dat reeds in het achtste jaar voor. Wellicht dat aan een dergelijk proces moet worden toegeschreven, dat oude variëteiten bijv. *roodspruitjes*, zonder dat degeneratieziekten sterk optreden, vaak zoo weinig meer opbrengen.

	normaal	2 × normaal	3 × normaal
1ste jaar	2000	1 ( 0,05 %)	1 ( 0,05 %)
2de „	2000	2 ( 0,10 %)	3 ( 0,15 %)
3de „	2000	4 ( 0,20 %)	9 ( 0,45 %)
4de „	2000	8 ( 0,40 %)	27 ( 1,33 %)
5de „	2000	16 ( 0,79 %)	81 ( 3,89 %)
6de „	2000	32 ( 1,57 %)	243 (10,83 %)
7de „	2000	64 ( 3,11 %)	729 (26,71 %)
8ste „	2000	128 ( 6,02 %)	2187 (52,23 %)
9de „	2000	256 (11,34 %)	6561 (76,64 %)
10de „	2000	512 (20,38 %)	19683 (90,78 %)
11de „	2000	1024 (33,86 %)	59049 (96,72 %)
12de „	2000	2048 (50,59 %)	177147 (98,88 %)

## RESUMÉ

Een „verouderen” van den aardappel in dien zin, dat bij vegetatieve voortplanting de exemplaren van een bepaalde variëteit geleidelijk zouden veranderen, is nooit aangetoond.

Bij vegetatieve voortplanting van aardappelen kunnen plotseling eigenschappen optreden, welke voor de variëteit geheel nieuw zijn en welke bij vegetatieve voortplanting blijven behouden (knopmutatie).

Vermenging met andere variëteiten, modificaties en ziekten hebben echter vaak geleid tot verkeerde gevolgtrekkingen. Gegevens aangaande knopmutatie, waaruit niet blijkt, dat rekening werd gehouden met deze factoren, dienen met de noodige reserve te worden aanvaard.

Experimenteel is aangetoond, dat de *Eigenheimer* de volgende knopmutanten heeft voortgebracht:

de *blauwe Eigenheimer*,  
de *mannetjes-Eigenheimer*,  
de *bonte blauwe Eigenheimer*,  
het *goudrandje*,  
het *frambozenblad*.

Uit de *roode Star* zijn als knopmutanten ontstaan:

de *bonte roode Star*,  
de *groene roode Star*.

Door deze experimenten is tevens bewezen, dat de knopmutatie zich niet beperkt tot de kleur, zooals menigmaal is aangenomen. Verschillende gegevens wijzen er op, dat de knopmutatie betrekking kan hebben op vele en zeer uiteenlopende eigenschappen. Er is geen reden om aan te nemen, dat knopmutatie voor bepaalde eigenschappen niet zou voorkomen.

Door de stamselectie is gebleken, dat de variëteiten, zooals men die in de cultuur aantreft, kunnen bestaan uit een groot aantal vormen. Zeer waarschijnlijk zijn deze voor het meerendeel ontstaan door knopmutatie.

De cultuurwaarde van deze vormen is zeer uiteenlopend. Een waardebeoordeeling en een goede beschrijving, gepaard gaande met een doelmatige nomenclatuur, zijn van groot landbouwkundig belang; een onderverdeeling der variëteiten is dus noodzakelijk. De keuring te velde kan hierbij belangrijke diensten bewijzen.

Een onderzoek van verschillende stammen naar de vatbaarheid voor degeneratieziekten is zeer gewenscht. Verschillende gegevens openen nieuwe perspectieven voor het op peil houden van waardevolle variëteiten.

Een „verouderen” in dien zin, dat de cultuurwaarde van de groep van planten, die men aanduidt als variëteit, geleidelijk afneemt, is zeer goed mogelijk, zonder dat ziekten hierbij een rol behoeven te spelen.

Omtrent de oorzaak van het optreden van knopmutanten tast men nog in het duister. Het is waarschijnlijk, dat de sterke heterozygotie van den aardappel het te voorschijn komen van knopmutanten begunstigt; mogelijk wordt ook het proces der knopmutatie er door bevorderd.

Voor erfelijkheidsonderzoek levert de aardappel groote moeilijkheden. De gegevens, die men vindt omtrent het gedrag van bepaalde eigenschappen bij geslachtelijke voortplanting, zijn schaarsch en voor een gedeelte met elkaar in strijd. Een nadere bestudeering der bekende gevallen van knopmutatie is zeer gewenscht.

De onderzoekingen aangaande mutatie bij andere planten, alsmede enkele waarnemingen bij den aardappel, maken het waarschijnlijk, dat de knopmutatie vormen kan doen ontstaan, die niet uit zaad kunnen worden verkregen.

Men kent geen middelen knopmutanten in het leven te roepen of het optreden ervan te beïnvloeden. De kans een knopmutant te vinden is gering, wanneer men werkt met een klein aantal planten.

Teneinde het vraagstuk der knopmutatie in zijn vollen omvang te leeren kennen, zal men dankbaar gebruik moeten maken van het materiaal, dat de praktijk met zijn groot aantal planten voortdurend biedt. Hierbij zal men niets mogen verwaarloozen, gedachtig aan den raad, door CARRIÈRE reeds gegeven:

„En culture on ne doit rien négliger, on doit au contraire observer beaucoup et tirer parti de tout, car là peut-être plus que partout ailleurs de très petites causes peuvent parfois produire de très grands effects.”

## BUD-MUTATION IN THE POTATO AND ITS AGRICULTURAL SIGNIFICANCE

Although the view that the plants of a certain variety of potato would gradually alter is a very old and widespread one, it has never satisfactorily been demonstrated. The deterioration in cultivation value is at present attributed to the tremendous increase of the so called degeneration diseases. PETHYBRIDGE (48) and OORTWIJN BOTJES (45) state that some varieties are now evidently more affected by certain diseases than some decades ago. Such observations are not conclusive however and OORTWIJN BOTJES has rightly pointed out that the cause of the disease may have become changed.

On the other hand, vegetatively produced sudden alterations have often been observed among plants. A great number of such cases are enumerated by CARRIÈRE (12, 1865), DARWIN (18, 1868) and CRAMER (15 and 16, 1905 and 1907).

The potato is not an easy subject for investigations of this kind.

Mixing with other varieties, modifications and diseases have often, wrongly, led to the conclusion that bud-mutation was the cause of the observed differences with the original stock. All cases in which rigid attention has not been given to such possible causes of error, should be considered with the necessary scepticism.

In the literature treating of the potato, references to bud-mutation are not rare. About 80 cases could be collected, many, however, are far from conclusive. The question whether bud-mutation really occurs in the case of the potato has often been discussed. While some support the view of its occurrence others are violently opposed to it, while still others hold the view that bud-mutation does occur but affects colour only. The papers and discussions at the International Potato Conference, London 1921, show, that the occurrence of bud-mutation among potatoes is now pretty generally accepted as a fact. The amount of reliable data, remains small, however. One seems to be inclined to the view that besides measures to counteract the damage caused by diseases and besides the growing of new varieties from seed, bud-mutation will in future play a role in the prevention of deterioration and in the general improvement of the potato.

During the past seven years, I have as completely as possible collected and examined all cases which have been considered as budmuta-



tion. For the variety „Eigenheimer” the number amounts to 21, for the „Red Star” to 12, for the „Bravo” to 5 and for other varieties to 15.

It could be shown, experimentally, that the „Eigenheimer” (yellow tuber (Pl. 1, fig. A), flat leaf, second early) has produced the following budmutants:

1. **Blue Eigenheimer:** Tubers were found in which a sharply defined sector was blue while the rest remained yellow. Those tubers were then cut up into a number of pieces, with the result that the blue pieces produced plants with blue tubers while the yellow pieces produced plants with yellow tubers. In the two subsequent years, the same results were obtained (see the figures 6, 7, 8, 9 and 10, p. 56, 57). Occasionally however reversion occurs. (Pl. 1, fig. C, a „blue Eigenheimer”).

2. **Pale blue Eigenheimer:** On one stem there occurred both yellowish coloured and pale blue tubers. (Pl. 1, fig. D). The yellow tubers produced normal „Eigenheimer” plants, the pale blue ones, pale blue ones again; the foliage of those latter plants was not an even green, the plants themselves remained shorter and gave a smaller yield. On two occasions a reversion to normal plants was found.

3. **„Gold margin”:** These plants show a short leaf with deeper nerves and a yellowish green margin (see fig. 4, p. 41, left gold margin, right normal). Often leaves with a gold margin and normal leaves are found on one stem (see illustration the one to left with a gold margin, the one to the right: normal). By means of appropriate cuttings, both forms can be grown from one plant. The „gold margin” form often gives rise to reversion, a striking example is shown in fig. 16, p. 65, the left half being normal, the right one, a „gold margin”.

4. **„Raspberry leaf”:** From one tuber a normal stem and a stem with long drawn out, deeply nerved, spoon shaped leaves bent downwards, reminding one of the leaf of a raspberry bush, was grown. (Fig. 5, p. 42, to the left: normal leaf, to the right: raspberry leaf). The plants with raspberry leaves were low, and produced a great number of tubers.

5. **„Males”** („bolters”). „Bolters” occur rather frequently. In 1922 a plant was found two stems of which were normal, while one stem was considerably taller and ripened later. Towards the time of ripening, that plant was carefully dug up, 6 tubers became detached from the stolons, the others remained on the stems.

The three tubers from the „male” stem, gave 3 „males”.

The 11 tubers from the ordinary stems gave 2 „males” and 9 normal plants.

The 6 other tubers gave 6 normal plants.

The „males” are considerably taller, flower longer and more profusely, die off later and produce tubers of a bad shape. The stolons are longer, the „males” are not susceptible to *Phytophthora infestans*.

Furthermore it could be shown experimentally, that the „Red Star” (red stem and nerves, even red tubers; Pl. 1, fig. I) have produced the following bud-mutants:

1. **Variegated Red Star:** These have red-speckled tubers, the red colour occurring especially under the eyes, the foliage is somewhat lighter than that of the ordinary „Red Star” (Pl. 1, fig. E and F).

2. **Green Red Star:** These are almost free from anthocyanin in the stem and nerves. The tubers are red with yellow speckles, especially under the eyes. (Pl. 1, fig. G and H). These „green Red Stars” remain small and give a small yield („Green Red Stars” are also found which are not inferior in development to the ordinary „Red Star”).

Anatomical investigation showed that the anthocyanin of the tuber is found in some of the cells of the corkcambium and in the parenchyma situated below this cambium (see fig. 18, p. 72). The number of coloured cells and the intensity of the colour increases as the colour of the tuber becomes more intense. Injured tubers exposed to light at a temperature of 13°—16° C. produced much anthocyanin, especially in the vascular tissue and in the corkcambium (fig. 19, p. 73). No difference was observable between the ordinary „Eigenheimer” and the „blue Eigenheimer”. The difference in colour of the „blue Eigenheimer” (blue-violet) and the „Red Star” (red-violet) is not (or not only) a consequence of difference in reaction. On heating the skin of the blue Eigenheimer and of the Red Star with a weak solution of hydrochloric acid different coloured filtrates were obtained. A layer of fluid of 10 mM. depth, gave the following results (OBERTHÜR 42):

Filtrate of „blue Eigenheimer” No. 152 tinge 1, rose lilac.

Filtrate of „Red Star” No. 126 tinge 2, rose salmon.

The observed budmutations cause, particularly, alterations in color and in the development of the foliage. Such alterations are the ones most easily discerned. On the other hand, bud-mutants causing a change in yield, taste or percentage of starch etc. are, in the midst of

other plants, very easily overlooked. Owing to the more rigid selection, practised in recent years in the Netherlands, strains have been found within certain varieties, which differ very considerably from each other; probably these have arisen by bud-mutation. Indications have been found that susceptibility to leaf-roll and late blight may suddenly change. For the question of degeneration, further investigation concerning this point is very desirable. There is no good reason to believe that bud-mutation is limited to a few characteristics only.

In the case of several bud-mutants, reversion has been found. In 1923, among the „gold margin”-plants about 10 % produced, in greater or less degree, normal „Eigenheimer” leaves; in the case of other bud-mutants, reversion was observed to a very slight extent only. Many investigators (even as far back as DARWIN, 1868) sought a connexion between the heretozygous nature of the plant and the occurrence of bud-mutation. Potato-varieties are generally heterozygous. The statement of EAST (22), that bud-mutation always refers to losses of characters, cannot be accepted. Nor does FRUWIRTH (27) in his „Vegetative Spaltungen”, give a satisfactory explanation. The cases of reversion observed can, not be explained in this way, unless bud-mutation should be the result of an alteration in some of the exterior series of cells. Then a periclinal chimera would arise and from this chimera the original plant might again come forth. In such a case, the reversion need not be the reverse reaction of the process that caused the bud-mutant to come into being. CORRENS (14), BAUR (3) and EMERSON (24) mention a gen-mutation in the epidermis only. Hence possibly varieties of potatoes may be formed by means of bud-mutation that cannot be obtained from seed. In the seedlings of „Eigenheimer” and „Red Star” I have never observed „gold margin”, „raspberry leaves”, „green red star” or „variegated red star”, but one may often find among the seedlings such with blue tubers and very many bolterlike plants.

CARRIÈRE (12) and DARWIN (18) mention that some bud-mutants have become widely distributed. In Friesland, the „blue Eigenheimer” and „variegated Red Stars” are generally grown. The varieties grown at large may consist out of different strains and the selector will have to pay attention to all characters that may be of value for cultivation. A subdivision of the varieties, based upon a good knowledge of the different strains, is of great agricultural importance.

Deterioration of a certain variety is quite within the region of possibility without degeneration diseases playing a role. The action of a bud-mutation (such as for instance the „green red star” and the „raspberry leaf”), which produces more seed tubers, may gradually cause the group of plants, indicated as a variety, to change. On page 111 the gradual change in the proportion of normal plants and bud-mutants, is given. If in the first year one occurs among every 2000 plants and this one produces two or three times as many seed-tubers as the others a comparatively short time suffices to cause a preponderance of the inferior plants.

---

### LITERATUUR

1. BAUR, E., Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. *Gebr. Borntraeger, Berlin, 1922.*
2. BAUR, E., Die wissenschaftlichen Grundlagen der Pflanzenzüchtung, ein Lehrbuch für Landwirte, Gärtner und Forstleute. *Gebr. Borntraeger, Berlin, 1912.*
3. BAUR, E., Mutationen von *Antirrhinum majus*. *Zeitschrift für ind. Abstammungs- und Vererbungslehre, Bd. XIX, 1918.*
4. BLACKMAN, V. H., The nature of Immunity from Wart Disease. *Report of the International Potato Conference, London, 1921.*
5. BLAKESLEE, A. F., A dwarf mutation in *Portulaca*, showing vegetative reversions. *Genetics 1920.*
6. BAUMANN, E., Zur Frage der Individual- und der Immunitätszüchtung bei der Kartoffel. *Fühlings Landwirtschaftliche Zeitung, 1918, blz. 246.*
7. BRANDT, Vegetative Spaltungen bei Kartoffeln. *Deutsche Landwirtschaftliche Presse, 19 Jan. 1924.*
8. BRIDGES, C. B., The origin of Variations in Sexual and Sex-limited Characters. *The American Naturalist, 1922.*
9. BRIERLY, W. B., Some Research Aspects of the Wart Disease Problem. *Rep. Int. Potato Conference, London, 1921.*
10. BROEKEMA, C., Plantenveredeling en wetenschap. *Inaugureele rede, 1923.*
11. BROILI, J., Zur Beschreibung der Kartoffel. *Fühlings Landwirtschaftliche Zeitung, 1921, blz. 223.*
12. CARRIÈRE, E. A., Production et Fixation des Variétés dans les végétaux, 1865.
13. CHITTENDEN, F. J., Potato Breeding, Selection and Development Work in the British Isles. *Rep. Int. Potato Conference, London, 1921.*
14. CORRENS, C., Der Uebergang aus dem homozygotischen in einen heterozygotischen Zustand im selben Individuum bei buntblättrigen und gestreiftblühenden *Mirabilis* Sippen. *Ber. deutsch. bot. Gesellsch., XXVIII, 1910.*

15. CRAMER, P. J. S., Knopvariatie. *Proefschrift, Amsterdam, 1905.*
16. CRAMER, P. J. S., Kritische Uebersicht der bekannten Fälle von Knospenmutationen. *Natuurk. verh. v. d. Holl. Mij der wetenschappen, 3e verz. deel IV, 3e stuk. Haarlem, 1907.*
17. CZAPEK, F., Biochemie der Pflanzen. *2e dr.*
18. DARWIN, CH., Animals and Plants under Domestication. *London, Murray 1868, second edition 1888.*
19. DARWIN, CH., The effects of cross and self fertilisation in the vegetable kingdom. *2d. ed. London, 1900.*
20. DIX, Ueber die Blattrollkrankheit der Kartoffel. *Fühlings Landw. Zeitung LXII, p. 214.*
21. EAST, E. M., Some essential points in potato breeding. *The Connecticut Agr. Exp. Station, 1907-1908.*
22. EAST, E. M., Transmission of Variations in asexual Reproduction. *Rep. Connecticut agr. Exp. Station, 1909-1910.*
23. EHRENBERG, P., Der Abbau der Kartoffeln. *Landwirtschaftliche Jahrbücher 1904.*
24. EMERSON, R. A., The nature of budvariation as indicated by their mode of inheritance. *The American Naturalist, 1922.*
25. FISCHER, M., Einfluss von Form, Größe und Stärkegehalt der Saatkartoffeln auf den Ernteertrag. *Fühlings Landwirtschaftliche Zeitung, 1899.*
26. FOLSOM, DONALD, Mutation of the Potato. *Journal of Heridity, 1923.*
27. FRUWIRTH, C., Handbuch der landwirtschaftlichen Pflanzenzüchtung. *Band III.*
28. GIRARD, E. A., Recherches sur la culture de la pomme de terre industrielle. *Paris, 1889.*
29. GOLDSCHMIDT, Einführung in die Vererbungswissenschaft. *Dr. Aufl. 1920.*
30. HECKEL ED. et VERNE CH. Sur les mutations gemmaires culturales de Solanum immite etc. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, 1913.*
31. KITTLAUSZ, K., Bericht über die i. J. 1902 durch F. Heine ausgeführten Versuche zur Prüfung des Anbauwertes verschiedener Kartoffelsorten. *Fühlings Landwirtsch. Zeitung, 1903, blz. 296.*
32. LOCHOW, F. VON, Prüfung auf Leistung bei der Kartoffelzüchtung. *Ill. Landwirtschaftliche Zeitung, 23 Febr. 1910.*
33. LUYK, A. VAN, Een knopvariatie bij aardappels. *Cultura 1916.*
34. MACKELVIE, DONALD, Budvariation. *Rep. Intern. Potato Conference, London, 1921.*
35. MOHR, O. L., A somatic mutation in Drosophila Melanogaster. *Hereditas 1923, Bnd. IV.*
36. MOL, W. E. DE, On Hypotriploid Dwarf-hyacinths derived from Triploid Dutch Varieties through Somatic Variation. *Kon. Ak. v. Wetensch. Amsterdam. Proceedings Vol. XXIV, Ns. 6 and 7.*
37. MOLISCH, H., Microchemie der Pflanze. *Dr. Auflage, Fischer, Jena, 1923.*
38. MÜLLER, H. J., Further changes in the White-eye series of Drosophila and their Bearing on the Manner of Occurence of Mutation. *Journ. Experim. Zool. 1920.*

39. MÜLLER, H. J., Variation due to change in the individual gene. *The American Naturalist*, Vol. LXI, 1922.
40. NILSSON EHLE, Multiple Allelomorphe und Komplexmutationen beim Weizen. *Hereditas* I, 1920.
41. OBERSTEIN, O., Beitrag zur Phylogenie unserer Kartoffelsorten. *Schlesische Pflanzkartoffel*, G. m. b. H., Breslau.
42. OBERTHÜR, R., Répertoire de couleurs pour aider à la détermination des couleurs des Fleurs, des Feuillages et des Fruits, *publié par la Société française des Chrysanthémistes et R. Oberthür*.
43. OORTWIJN BOTJES, J., De bladrolziekte van de aardappelplant. *Proefschrift*, Wageningen, 1921.
44. OORTWIJN BOTJES, J., Iets over het kweken van ziektevrij pootgoed bij aardappelen. *Directie v. d. Landbouw, 's Gravenhage*, 1919.
45. OORTWIJN, BOTJES J., Onbekende factoren bij het kweken van ziektevrij pootgoed. *Uitg. Centraal Comité inzake keuring van Gewassen*, Wageningen.
46. ORTON, W. A., New Work on Potato Diseases in America. *Rep. Intern. Potato Conference*, London, 1921.
47. PAULSEN, W., Ueber Versuche, die Kartoffelerträge durch Wahl der Pflanzkartoffeln zu steigern. *Landwirtsch. Presse* No. 29, 1899.
48. PETHYBRIDGE, G. H., Some recent work on the potato blight. *Rep. Intern. Potato Conference*, London, 1921.
49. QUANJER, H. M., Die Nekrose des Phloëms der Kartoffelpflanze, die Ursache der Blattrollkrankheit. *Mededeelingen van de R. H. L. T. en B. school*, Wageningen, deel VI, 1913.
50. QUANJER, H. M., Aard, verspreidingswijze en bestrijding van Phloëmnecrose (bladrol) en verwante ziekten, b.v. Sereh. *Meded. v. d. R. H. L. T. en B. school*, Wageningen, deel X, 1916.
51. QUANJER, H. M., DORST, DIJT en VAN LAAR, De mozaïekziekte van de Solanaceëën, hare verwantschap met de phloëmnecrose en hare beteekenis voor de aardappelcultuur. *Mededeeling v. d. Landbouwhoogeschool*, Wageningen, deel XVIII, 1919.
52. QUANJER, H. M., De noodzakelijkheid van wetenschappelijk onderzoek van de aardappelplant en hare cultuur. *Directie van den Landbouw*, 1919.
53. ROBB, W., Breeding, Selection and Development Work in Britain. *Rep. Int. Potato Conference*, London, 1921.
54. SALAMAN, R. N., The inheritance of colour and other characters in the potato. *Journal of genetics*, Vol. I, 1910.
55. SALAMAN, R. N., Degeneration of potatoes. *Rep. Intern. Potato Conference*, London, 1921.
56. SALAMAN, R. N., and J. W. LESLEY, Some information on the heridity of immunity from wart disease. *Rep. Intern. Potato Conference*, London, 1921.
57. SCHANDER, Durch welche mittel treten wir der Blattrollkrankheit und ähnlichen Kartoffelkrankheiten entgegen? *Fühlings Landwirtschaftliche Zeitung*, 1914, blz. 228.

58. SHAMEL, N. D., The improvement of Plants through Bud Selection. *Experiment Station of the Hawaiian sugar planters association*.
  59. SCHULTZ, E. S. and DONALD FOLSOM, Transmission, variation and control of certain degeneration diseases of Irish potatoes. *Journal of Agricultural Research*, Vol. XXV No. 2, 1923.
  60. SIRKS, M. J., Handboek der algemeene erfelijkheidsleer. Nijhoff, 's Gravenhage, 1922.
  61. SNELL, K., Kartoffelsorten. Vorarbeiten zu einer allgemeinen und speciellen Sortenkunde. *Arb. d. Forschungs- inst. f. Kartoffelb. a. d. Biol. R. f. Land- und Forstwirtschaft*, Heft 5, 1921.
  62. STUART, W., Potatobreeding and Selection. *Bull. of the U. S. D. of Agriculture*, No. 195, 1915.
  63. STUART, W., Potato Breeding. Selection and Seed Development Work in the United States. *Rep. Int. Potato Conference, London, 1921*.
  64. TISCHLER, Allgemeine Pflanzenkaryologie, 1922.
  65. UILKENS, T. F., Groot Warmoeziers Handboek. 1852.
  66. VEENHUYZEN, G., Het kweken van nieuwe aardappelvariëteiten. *Veenkoloniale Boerenbond, Veendam 1913*.
  67. VERHOEVEN, W. B. L., Verslag aardappeldag in Bonn, 1921.
  68. VÖCHTING, H., Die Bildung der Knollen. *Bibliotheca Botanica. Abhandlungen aus dem Gesamtgebiete der Botanik*, 1887.
  69. DE VRIES, H., Wachstums-geschiede der Kartoffelpflanze. *Opera e perodicis collata*. Vol. III. blz. 357. (*Landwirtschaftliche Jahrbücher*, 1878, Bnd. 7).
  70. DE VRIES, K. L., Verslag aardappelkweekveld te Suameer. *Landbouwproefvelden in de provincie Friesland 1915*.
  71. WEISSMANN, A., Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung. *Fischer, Jena 1892. p. 321*.
  72. WOLLENWEBER, H. W., Der Kartoffelschorf. *Arb. des Forschungsinst. für Kartoffelbau*, Heft 2, 1920.
  73. YOUNG, W. J., The formation and degeneration of germcells in the potato. *American Journal of Botany*, 1923.
-

## INHOUD

	Blz.
INLEIDING . . . . .	1
§ 1. <i>Ondergaan variëteiten bij vegetatieve voortplanting een geleidelijke verandering?</i> . . . . .	1
§ 2. <i>Treden bij vegetatieve voortplanting ook plotselinge veranderingen op?</i> . . . . .	3
EERSTE HOOFDSTUK. DE AARDAPPEL ALS MATERIAAL VOOR ONDERZOEK . . . . .	7
§ 1. <i>Genotypische samenstelling</i> . . . . .	7
§ 2. <i>Groote modificeerbaarheid</i> . . . . .	9
§ 3. <i>Ziekten, die met pootgoed overgaan</i> . . . . .	10
§ 4. <i>Vermengingen, modificaties en ziekten, die absubievelijk voor knopmutaties kunnen worden gehouden</i> . . . . .	12
TWEEDE HOOFDSTUK. GEGEVENS UIT DE LITERATUUR . . .	18
§ 1. <i>Vermelding van knopmutanten van den aardappel</i> . . .	18
§ 2. <i>Verschillende meeningen over het voorkomen en de betekenis van knopmutatie</i> . . . . .	27
§ 3. <i>Tegenwoordige opvattingen</i> . . . . .	29
DERDE HOOFDSTUK. GEGEVENS AANGAANDE KNOPMUTATIE BIJ DEN AARDAPPEL, WELKE NIET OF ONVOLLEDIG ZIJN GEPUBLICEERD . . . . .	33
§ 1. <i>Eigenheimer</i> . . . . .	33
§ 2. <i>Rode Star</i> . . . . .	43
§ 3. <i>Bravo</i> . . . . .	47
§ 4. <i>Diverse variëteiten</i> . . . . .	50
§ 5. <i>Meeningen der practici</i> . . . . .	52
VIERDE HOOFDSTUK. KNOPMUTANTEN EXPERIMENTEEL AANGEETOOND . . . . .	54
§ 1. <i>Blaauwe Eigenheimer</i> . . . . .	54
§ 2. <i>Mannetjes Eigenheimer</i> . . . . .	60



§ 3. <i>Bonte Blauwe Eigenheimer</i> . . . . .	61
§ 4. <i>Goudrandjes</i> . . . . .	63
§ 5. <i>Frambozenblad</i> . . . . .	67
§ 6. <i>Bonte Roode Star</i> . . . . .	67
§ 7. <i>Groene Roode Star</i> . . . . .	68
VIJFDE HOOFDSTUK. ANTHOCYAAAN IN DE KNOLLEN VAN	
EIGENHEIMER, ROODE STAR EN HARE KNOPMUTANTEN. . . .	70
§ 1. <i>Het voorkomen van anthocyaan bij de Eigenheimer en hare knopmutanten</i> . . . . .	71
§ 2. <i>Het voorkomen van anthocyaan bij de Roode Star en hare knopmutanten</i> . . . . .	74
§ 3. <i>Enkele eigenschappen van het anthocyaan van de Blauwe Eigenheimer en Roode Star</i> . . . . .	75
ZESDE HOOFDSTUK. BESCHOUWINGEN OVER KNOPMUTATIE	78
§ 1. <i>Is knopmutatie beperkt tot enkele kenmerken?</i> . . . . .	78
§ 2. <i>Verklaringen voor knopmutatie</i> . . . . .	82
§ 3. <i>Aard der knopmutanten</i> . . . . .	93
ZEVENDE HOOFDSTUK. LANDBOUWKUNDIGE BETEEKENIS .	95
§ 1. <i>Waarde van knopmutanten</i> . . . . .	95
§ 2. <i>Stamselectie, keuring te velde, nomenclatuur.</i> . . . .	105
§ 3. <i>Knopmutatie en „veroudering”</i> . . . . .	109
RESUMÉ . . . . .	112
BUD-MUTATION IN THE POTATO AND ITS AGRICUL-	
TURAL SIGNIFICANCE . . . . .	114
LITERATUUR . . . . .	118

# MONOMERE UND POLYMERE ELIMINATION

ZUGLEICH EIN BEITRAG ZUM OENOTHERENPROBLEM

VON HEINRICH PRELL (THARANDT).

Mit dem Namen *Elimination* bezeichnete HERIBERT NILSSON die Erscheinung, dass in manchen Erbgängen gewisse theoretisch erwartete Kombinationen gesetzmässig zu Grunde gehen.

Die tiefgreifenden Störungen, welche der Gesamtphänotypus eines Erbganges durch das Stattfinden von Elimination erfahren kann, bilden den Grund dafür, dass diese Erscheinung ausgiebig untersucht worden ist. Dabei stellte sich heraus, dass die Elimination recht verschiedenartig bedingt sein kann, und dass sie in gleicher Weise bei der Haplophase und bei der Diplophase eines Organismus eine Rolle zu spielen vermag.

Das Wesen der Elimination besteht darin, dass gewisse Kombinationen von Erbfaktoren eine herabgesetzte Lebensfähigkeit besitzen. Diese Verringerung der Lebensfähigkeit ist naturgemäss genau so als ein Merkmal der betreffenden Kombination aufzufassen, wie irgend eine andere morphologische oder physiologische Eigenschaft. Vom allgemeinen Standpunkt der Phänogenese betrachtet, sind also die Erscheinung der Elimination und etwa die Entfaltung einer roten Blütenfarbe vollkommen analog zu beurteilen.

Diese Stellungnahme zum Problem der Elimination erscheint nahezu selbstverständlich. Obwohl also grundsätzliche Bedenken kaum dagegen erwartet werden können, ist doch hervorzuheben, dass allgemeine Folgerungen aus dieser Stellungnahme noch nicht gezogen wurden, und dass die Vorteile, welche sich aus dieser Beurteilung der Verhältnisse ergeben, noch kaum ausgewertet worden sind. Aus diesem Grunde erscheint es ebenso berechtigt, wie wünschenswert, einen Überblick über die wichtigsten Formen der Elimination zu geben, welche bis jetzt bekannt geworden sind, und besonders diejenigen zu betonen, deren ge-

naue Erkundung das Meiste für die Aufklärung verwickelter Erbgänge zu bieten verspricht.

Wenn dabei vorzugsweise die Verhältnisse bei Oenotheren als Beispiele herangezogen werden, so geschieht das aus einem sehr einfachen Grunde. Bei manchen phänotypischen Besonderheiten ist gelegentlich zu beobachten, dass Erscheinungen analoger Art in bestimmten Verwandtschaftskreisen besonders häufig vorkommen, während sie sonst im allgemeinen seltener auftreten. Bei der Elimination ist es die Gattung *Oenothera*, welche geradezu gehäuft die verschiedensten Ausfallserscheinungen erkennen lässt. Das ist der Grund, weshalb die Oenotheren für die Kenntnis der Elimination eine ganz besondere Bedeutung gewonnen haben, ganz abgesehen davon, dass der Name der Elimination auch gerade für die Ausfallserscheinungen bei Oenotheren eingeführt worden ist.

Erleichtert wird eine solche Auswertung der Verhältnisse bei den Oenotheren dadurch, dass kürzlich von LEHMANN eine treffliche Zusammenstellung der bisherigen Erfolge der Oenotherenforschung vorgenommen wurde, welche es auch dem Nichtspezialisten ermöglicht, sich mit den teilweise sehr verstreut mitgeteilten Tatsachen vertraut zu machen <sup>1)</sup>. Erschwert wird die Verwendung der an Oenotheren gewonnenen Daten durch die Tatsache, dass die Erbanalyse der Oenotheren eigentlich erst jetzt beginnt, eine brauchbare Basis zu gewinnen. Die Theorie der labilen Pangene von DE VRIES und die ursprüngliche Fassung der Komplextheorie von RENNER haben, was nie verkannt werden wird, enorm viel dazu beigetragen, das Oenotherenproblem zu klären. Beiden fesselnden Theorien ist es aber auch zu verdanken, dass man nur in ganz geringem Umfange versuchte, bei den Oenotheren dieselben Prinzipien anzuwenden, wie bei der Analyse der Vererbungsvorgänge von anderen Organismen. Ein Blick auf die reichlichen Schemata im LEHMANN'schen Werke zeigt, dass eigentlich nirgends bei den Oenotheren eine faktorielle Analyse vorgenommen worden ist. All die verschiedenen haploiden Komplexe (*gaudens* und *velans*, *rigens* und *curvans*, *rubens* und *albicans*, und wie sie alle heissen mögen), deren Benennung durch RENNER den Ausgangspunkt des klaren Eindringens in die Zusammenhänge schuf, werden als geschlossene Einheiten bewertet, welche den Charakter multipler Allelomorphe besitzen. Nur in gerin-

<sup>1)</sup> LEHMANN, E., Die Theorieen der Oenotherenforschung. Grundlagen zur experimentellen Vererbungs- und Entwicklungslehre. Jena 1922.

gem Umfange wird der Gesichtspunkt berücksichtigt, dass es sich um Pseudallelomorphismus gekoppelter Einzelanlagen handeln könne. Am wenigsten wird noch der unverkennbaren Tatsache Rechnung getragen, dass zahlreiche Koppelungsgruppen, nach der Chromosomenzahl zu schliessen, wohl 7, anzunehmen sind. An Hinweisen auf diese Komplikationen hat es nicht gefehlt, aber unter dem überwältigenden Eindruck der beiden führenden Oenotherentheorien, haben sie keinen entscheidenden Erfolg gehabt. So stehen wir also heute vor der Tatsache, dass die vielleicht am intensivsten erbkundlich bearbeitete Pflanzengruppe erst jetzt für die faktorenanalytische Methode des Mendelismus reif geworden ist. Mehr als ein Vierteljahrhundert angestrengtester und vielseitigster Arbeit hat nichts weiter vermocht, als das Feld zu ebnen und die zu erwartenden Probleme anzudeuten. Was unter den Pflanzen besonders bei *Antirrhinum*, unter den Tieren bei der Fliegengattung *Drosophila* schon zu einem grossen anscheinend wohlfundierten Bau gediehen ist, das soll bei *Oenothera* jetzt erst begonnen werden! Und als Grund dafür ist in weitestem Umfange gerade das Stattfinden von Elimination verantwortlich.

Eine Bearbeitung der Elimination kann nur auf der Grundlage einer klaren Faktorenanalyse erfolgen. Wenn diese nach dem Gesagten bei den Oenotheren noch fast völlig fehlt, so liegt darin zweifellos eine gewisse Schwierigkeit. Ohne verkennen zu wollen, dass eine solche Methode auf die Dauer vielleicht nicht ausreichen wird, muss daher vorerst daran festgehalten werden, dass die von RENNER als „Komplexe“ bezeichneten Kräfte einheitlich sind und als pseudallelomorphe Faktoren derselben Koppelungsgruppe angehören.

Die Elimination selbst ist eine Faktorenauswirkung, welche in ihren Beziehungen zu anderen Faktorenauswirkungen verschieden dastehen kann. Bald wird die geringe Lebensfähigkeit dadurch bedingt, dass irgendein äusseres Merkmal entsteht oder zu einem unerträglichen Grade gesteigert ist. Bald beruht die geringe Lebensfähigkeit auf besonderen, nur so sich kenntlich machenden Faktoren, ohne dass äussere Merkmale gleichzeitig hervorgerufen werden. Faktorentheoretisch nimmt man im letzgenannten Fall das Vorhandensein von sogenannten Letalfaktoren <sup>1)</sup> an. Wenn so der Begriff des Letalfaktors erst einmal ein-

---

<sup>1)</sup> „Letalfaktoren“ von *letalis* = tödlich; nicht „Lethalfaktoren“, wie viele Autoren fälschlich schreiben.

geführt ist, so kann man dann, wenn ein Faktor für ein Aussenmerkmal zugleich das Ausscheiden bedingt, statt des gewöhnlichen Faktors mit letaler Nebenwirkung stets annehmen, es handle sich um einen Komplex aus einem Faktor für das Aussenmerkmal und einem Faktor für die Letalität. Aus Gründen der bequemen Übersicht soll diese erweiterte Schreibweise in den meisten Fällen Anwendung finden.

Was den phänogenetischen Charakter der Elimination anlangt, so weist derselbe eine unerschöpfliche Mannigfaltigkeit auf. Lebensunfähigkeit kann durch ausserordentlich viele verschiedene Bedingungen hervorgerufen werden. Zu allen möglichen Zeiten der Entwicklung kann ein Faktor sich so auswirken, dass der Organismus nicht mehr erhaltungsfähig ist. Damit erweist sich die Lebensunfähigkeit als ein Merkmal, das bei äusserlich letzten Endes gleichbleibendem Hauptresultate, auf ganz verschiedene Weise hervorgerufen werden kann. Wenn aber das Merkmal der Lebensunfähigkeit unverhältnismässig vielfältiger erreichbar ist, als jedes andere Merkmal, so ist also auch mit unverhältnismässig vielen die Lebensfähigkeit ungünstig beeinflussenden Faktoren oder Letalfaktoren zu rechnen.

Der Zeitpunkt an welchem die Elimination erfolgt, bedingt seinerseits auch eine recht verschiedenartige Erscheinungsweise des Eliminationsvorganges. Bald wird das jüngste Stadium einer Phase bereits eliminiert, bald weiter fortgeschrittene Stadien, bald erst die erwachsene Form. Gelegentlich ist dem eliminationsbestimmten Individuum selbst nichts unmittelbar anzumerken. Dann beschränkt sich die Elimination darauf, die Arterhaltung durch das betreffende Individuum abzuschneiden: es wird fortpflanzungsunfähig. Mit allen diesen phänogenetischen Möglichkeiten ist naturgemäss zu rechnen wenn die faktoriellen Verhältnisse bei der Elimination erörtert werden sollen.

Schliesslich darf daran erinnert werden, dass selbstverständlich die Elimination nur einen Grenzfall darstellt. Neben ihr kommen naturgemäss auch reichlich Fälle vor, in welchen die faktoriell bedingte Entwicklungsstörung nur eine Schädigung zur Folge hat, nicht aber eine tödliche Schädigung oder eine vollständige Ausschaltung. Von dieser partiellen Elimination soll weiterhin nur gelegentlich die Rede sein.

#### 1.

Sehr leicht verständlich ist das Geschehen der Elimination bei gewissen gelbgrünblättrigen Varietäten von verschiedenen Zierpflanzen.

Werden solche *Aurea*-pflanzen etwa von *Antirrhinum* durch Selbstung fortgezüchtet, so leiten sich davon *aurea*-blättrige und grünblättrige Individuen im Verhältniss 2 : 1 ab. Erst die genaue Verfolgung der Entwicklung zeigt, dass auch rein gelbe Nachkommen keimten, aber bald zugrunde gingen; die Anzahl dieser chlorophyllfreien und daher lebensunfähigen Individuen betrug ein Viertel aller Keimlinge. Das richtige Resultat des Erbganges war also 1 reingelb: 2 *aurea*-farbig: 1 normalgrün, oder 1 lebensunfähig: 3 lebensfähig. Dieses Zahlenverhältnis lässt sich verstehen unter der Annahme eines monohybriden Erbganges, bei welchem ein Faktorenpaar C für Chlorophyllbildung und c für fehlende Chlorophyllbildung (also alleiniges Vorhandensein von Xanthophyll) beteiligt ist:

$$\begin{array}{rcccl} & Cc & = & & aurea \\ CC + 2Cc + cc & = & 1 \text{ grün} + 2 \text{ aurea} + 1 \text{ gelb} \\ \text{lebensfähig} \quad \dagger & & 1 & : & 2 : 0 \end{array}$$

Hier ist die Elimination der assimilationsunfähigen gelben Homozygoten so klar durch das Aussenmerkmal der Blattfarbe bedingt, dass man einen besonderen Letalfaktor (1) nicht annehmen wird; faktorentheoretisch könnte man aber auch (CL) statt C, und (cl) statt c schreiben, wobei die Kombination ll die Lebensunfähigkeit bedingen würde.

Sachlich genau so, nur faktoriell etwas komplizierter darzustellen, sind die Verhältnisse bei einer Oenotherenform aus der Verwandtschaft der *O. lamarckiana*, nämlich bei *O. mut. erythrina* DE VRIES. Nimmt man Selbstung vor, so erhält man in der Nachkommenschaft *O. erythrina* und *O. homodecepta* LEHM. (= *decipiens* DE VRIES) im Verhältniss 2 : 1. Da sich überdies *O. homodecepta* als homozygotisch erweist, wird man versuchen, den Erbgang analog zu erklären, wie bei den goldfarbigen Pflanzen. Der Faktor welcher das Aussehen des Homozygoten bestimmt, sei mit D (= *decipiens* LEHM.) bezeichnet; derjenige, welcher mit ihm zusammen das *erythrina*-Aussehen des Heterozygoten bedingt, sei V (= *velans*); schliesslich sei mit V ein rezessiver Letalfaktor  $l_v$  gekoppelt. Der Erbgang würde dann lauten:

$$\begin{array}{rcccl} (DvL_v) (dVl_v) & = & & & erythrina \\ \underbrace{(DvL_v) (DvL_v) + 2 (DvL_v) (dVl_v)}_{\text{lebensfähig}} + & = & homodecepta + erythrina + \\ & & 1 & : & 2 : \\ & & + homovelutina. & & \\ & & \dagger & & : 0 \end{array}$$

Während es sich nun bei dem goldfarbigen Löwenmaul und der *O. mut. erythrina* um Formen handelt, welche Kulturen entstammen, bezieht sich der Fall der *O. grandiflora* Sol. auf eine Freilandform. Hier treten bei Selbstung in der Nachkommenschaft *O. grandiflora* und *O. mut. ochracea* DE VRIES auf, wieder im Verhältnis 2 : 1. *O. ochracea* erweist sich dabei als homozygotisch; sie ist aber schwächer gefärbt, und dieser herabgesetzte Chlorophyllgehalt bedingt, dass ein grosser Prozentsatz der Form zu Grunde geht. Mit den Faktoren O (= *haplo-ochracea*, statt D) und G<sup>r</sup> (= *haplo-grandiflora*, statt V) und mit dem an G<sup>r</sup> gebundenen Letalfaktor l wäre der Erbgang dann folgendermassen zu schreiben:

$$\begin{array}{rcl}
 (\text{Og}^{\text{r}}\text{L}) (\text{oG}^{\text{r}}\text{l}) & = & \text{grandiflora} \\
 (\text{Og}^{\text{r}}\text{L}) (\text{Og}^{\text{r}}\text{L}) + 2(\text{Og}^{\text{r}}\text{L}) (\text{oG}^{\text{r}}\text{l}) + & = & \text{ochracea} + \text{grandiflora} + \\
 \text{Schwach} \quad \text{lebensfähig} & & 1 \quad : \quad 2 \quad : \\
 + (\text{oG}^{\text{r}}\text{l}) (\text{oG}^{\text{r}}\text{l}) & & + \text{homograndiflora.} \\
 \uparrow & & : \quad 0
 \end{array}$$

Wie beim *Antirrhinum*-Falle tritt also hier die Schädigung der Homozygoten für O durch Chlorophyllmangel ein. Der O-Faktor hat gleichzeitig die Funktion eines Schädigungsfaktors oder Semiletalfaktors; faktorentheoretisch steht dem nichts im Wege, statt O nunmehr (Ol') zu schreiben, wobei l' den Semiletalfaktor bezeichnen würde.

Eine letzte Komplikation stellt es dar, wenn der Semiletalfaktor durch einen Letalfaktor ersetzt wird, und somit auch die zweite Homozygote ihre Lebensfähigkeit ganz einbüsst. Dieser Fall ist bekanntlich realisiert bei *O. lamarckiana*. Hier handelt es sich um die beiden das Aussehen bestimmenden Faktoren G (= *gaudens*) und V (= *velans*), welche jeder mit einem Letalfaktor gekoppelt sind. Der Erbgang lautet dann:

$$\begin{array}{rcl}
 (\text{Gvl}_g\text{L}_v) (\text{gVL}_g\text{l}_v) & = & \text{lamarckiana} \\
 (\text{Gvl}_g\text{L}_v)(\text{Gvl}_g\text{L}_v) + 2(\text{Gvl}_g\text{L}_v)(\text{gVL}_g\text{l}_v) + & = & \text{homolaeta} + \text{lamarckiana} + \\
 \uparrow \quad \text{lebensfähig} & & 0 \quad : \quad 2 \quad : \\
 + (\text{gVL}_g\text{l}_v) (\text{gVL}_g\text{l}_v) & & + \text{homovelutina.} \\
 \uparrow & & : \quad 0
 \end{array}$$

Beide Letalfaktoren rufen wahrscheinlich verschiedene Schädigungen hervor, sodass eine Kumulation ihrer heterozygotischen Einzelwirkungen nicht möglich ist. Das Resultat bildet dann eine scheinbar homozygotische, rein fortzüchtende Form. Es ist bekannt, wie schwer

die Vorstellung von der Heterozygotie der *O. lamarckiana* sich durchgerungen hat. Durch Herausbildung konstant heterozygotischer Formen gewinnt somit die Elimination infolge von „balanzierten Letalfaktoren“ eine sehr grosse allgemeine Bedeutung. Auf die Erkennung dieses Zusammenhanges durch MORGAN und MULLER in Analogie zu ähnlichen Vorgängen bei *Drosophila* sei nur hingewiesen.

Eine Bestätigung hat die zunächst so überraschende Tatsache der Heterozygotie einer sogenannten „guten Art“ auf doppeltem Wege gefunden. Einerseits zeigten verschiedene Kreuzungen, dass *O. lamarckiana* zweierlei Gameten ausbildet. Andererseits erwies sich aus der genauen Samenuntersuchung, dass tatsächlich 50% derselben nicht keimhaltig sind und somit die geforderten 50% lebensunfähigen Homozygoten mit grösster Wahrscheinlichkeit repräsentieren. Hierdurch dürften Konstitution und Eliminationsvorgänge bei *O. lamarckiana* in dem geschilderten Sinne als geklärt erwiesen sein.

Für alle bisher beschriebenen Fälle von Elimination gilt, dass das Ausscheiden gewisser Kombinationen dadurch bedingt wird, dass ein bestimmter Faktor in den Diplonten homozygotisch auftritt. Man darf also vom Vorliegen einer *monomeren zygotischen Elimination* sprechen.

## 2.

Auf eine andere Art von Elimination wurde die Aufmerksamkeit bei der Untersuchung des Pollens von bestimmten *Oenothera*-Arten gelenkt.

Vergleicht man Pollenkörner einer *O. muricata* MURR. mit einander, so findet man zunächst zweierlei Typen, nämlich ganz kleine taube und grössere anscheinend normale. Auf die Bedeutung der tauben Körner wird weiterhin zurück zu kommen sein; von ihnen kann zunächst ganz abgesehen werden. Die grösseren, denen hier besonderes Interesse zukommt, zeigen nun unter sich wiederum eine Differenzierung. Die Hälfte derselben ist völlig normal ausgebildet, die andere Hälfte ist etwas verschrumpft (RENNER); überdies ist zu bemerken, dass die normalen Pollenkörner andersgestaltete Stärke enthalten, als die leicht verschrumpften, und dass nur die normalen Pollenkörner auch in normaler Weise auskeimen.

Die Tatsache, dass zwei Sorten von grossen Pollenkörnern vorhanden sind, liess vermuten, dass *O. muricata* heterozygotisch sei. Da aber von diesen beiden Pollenkörnern nur eine lebensfähig war, so musste ange-



nommen werden dass *O. muricata* bei Kreuzungen als Vater sich einheitlich verhalten würde. In der Tat ergaben Kreuzungen mit *O. lamarckiana* deren Heterozygotie ja bereits zur Rede stand, das Auftreten von zwei Sprösslingstypen: in gleicher Anzahl finden sich chlorophyllfreie und daher lebensunfähige *O. hybr. gracililaeta* und normalgrüne kräftige *O. hybr. gracilivelutina*.

Wird *O. muricata* als Mutter verwendet und mit *O. lamarckiana* verbunden, so sind wiederum wegen der Heterozygotie der Vaterpflanze zweierlei Nachkommen zu erwarten. In der Tat entstehen auch wieder zwei Nachkommentypen, aber diese sind nicht die gleichen, wie bei der reziproken Kreuzung. Diesmal handelt es sich vielmehr um die morphologisch wohl davon trennbaren „Zwillingsbastarde“ *O. hybr. murilaeta* und *O. hybr. murivelutina*. Daraus ergibt sich, dass *O. muricata* auch im weiblichen Geschlecht nur eine Sorte von Gameten hervorbringt, und ferner dass diese Gameten nicht mit denen identisch sind, welche sich im Pollen als befruchtungsfähig erweisen. Dies Ergebnis war als selbstverständlich vorauszusehen, denn nur dann, wenn die weiblichen Haplonten anders konstituiert sind, als die männlichen, ist es möglich dass die Diplonten stets heterozygotisch sind.

Die mikroskopische Untersuchung der Samenanlagen von *O. muricata* zeigt nun  $\frac{1}{4}$  taube und  $\frac{3}{4}$  gute Samenanlagen. Die tauben dürfen weiterhin ebenso, wie die tauben Pollenkörner, denen sie wohl homolog sind, vorläufig ausser Betracht bleiben. Die guten Samenanlagen müssen nach dem Kreuzungsergebnis alle dem gleichen Typus (*rigens*) angehören. Wenn das auf den ersten Blick vielleicht auch überraschend erscheinen mag, so ist es doch aus den Vorgängen bei der Haplontenbildung verständlich. Jede Archiesporzelle ergibt bei der Tetracytie 4 haploide Tetradenzellen, von denen je 2 dem einen und 2 dem anderen Typus angehören. Wenn nun die eine Sorte sich als weniger widerstandsfähig erweist, und wenn ferner die Lage in der Reihe der Tetradenzellen nicht definitiv über die Bestimmung zur Ausgangszelle für die Embryosackbildung entscheidet, so spricht alles dafür, dass stets eine Zelle zum primären Embryosack wird, welche dem lebensfähigeren Typus angehört.

Nach diesen Vorbemerkungen lässt sich nun der Erbgang einer *O. muricata* ohne weiteres ableiten. Dabei sind zunächst zwei das Aussehen bestimmende Faktoren beteiligt, nämlich *C*(= *curvans*) und *R*(=

*rigens*). Jeder von diesen Faktoren ist mit einem Letalfaktor gekoppelt und zwar C mit  $l_c$  und R mit  $l_r$ . Von diesen Letalfaktoren hat  $l_c$  die Eigentümlichkeit, dass damit behaftete Haplonten nicht lebensfähig sind, wenn die Position an der Mutterpflanze ihnen den Phänotypus als weibliche Haplontenzelle ( $\varnothing$ ) erteilt. Der Letalfaktor  $l_r$  bedingt demgegenüber, dass damit behaftete Haplonten als Pollen ( $\delta$ ) nicht lebensfähig sind <sup>1)</sup>. Sonach ergibt sich das folgende Verhalten:

$$\begin{array}{llll}
 P & (cRl_rL_c) (CrL_rl_c) & = & muricata \\
 \Pi & \varnothing (cRl_rL_c) + (CrL_rl_c) & = & \varnothing rigens + curvans \\
 & \text{lebensfähig} \quad \uparrow & & 1 : 0 \\
 & \delta (cRl_rL_c) + (CrL_rl_c) & & \varnothing rigens + curvans. \\
 & \uparrow \quad \text{lebensfähig} & & 0 : 1 \\
 F_1 & (cRl_rL_c) (CrL_rl_c) & = & muricata.
 \end{array}$$

Hierbei kommt deutlich zum Ausdruck, dass auch *O. muricata* eine konstant heterozygotische Art ist. Die Heterozygotie beruht aber auf dem Vorhandensein, „korrespondierender Letalfaktoren“, welche die beteiligten Haplonten zum Teile eliminieren.

Ganz analoge Verhältnisse, wie bei *O. muricata* kommen bei der holländischen *O. biennis* vor. Darauf wird weiterhin zurückzugreifen sein.

Zusammenfassend kann man sagen, dass es sich in diesen letztgenannten Fällen darum handelt, dass Haplonten infolge des Vorhandenseins jeweils eines bestimmten Faktors eliminiert werden. Äusserlich tritt das dadurch am deutlichsten in Erscheinung, dass gewisse Gameten ausfallen. Aus diesem Grunde spricht man in solchen Fällen vom Vorliegen einer *monomeren gametischen Elimination*.

### 3.

Wenn eingangs die Lebensunfähigkeit als ein Merkmal bezeichnet und ihr Entstehen in Parallele etwa zum Entstehen einer roten Blütenfarbe gesetzt wurde, so führt das zu sehr wichtigen Folgerungen über weitere Möglichkeiten der Elimination. Erinnt man sich an den typischen Fall der *Mirabilis*-Kreuzung, so findet man, dass hier die Rot-

<sup>1)</sup> Hier und weiterhin werden für die Unterscheidung des Geschlechts bei Haplonten besondere Zeichen verwendet: während männliche Diplonten *androphän* = ♂ und weibliche *gynophän* = ♀ sind, werden die Haplonten im männlichen Geschlecht als *arrhenophän* = ♂, im weiblichen als *thelyphän* = ♀ bezeichnet.

färbung allein durch einen Faktor bedingt wird. Vergleicht man aber damit den wohlbekannten Fall der *Linaria maroccana*, so findet man, dass hier die Rotfärbung der Blüte durch das Zusammenwirken zweier Faktoren bedingt wird, eines Faktors für Anthocyanbildung und eines Faktors für Rötung durch Säurebildung. Ein scheinbar gleiches Merkmal wird also in verschiedenen Fällen auf verschiedenem Wege erreicht. Im einen Falle handelt es sich um unifaktorielle Bedingtheit, also um ein monomeres Merkmal, im anderen Falle um eine bifaktorielle Bedingtheit, also um ein polymeres Merkmal. Heteromere Polymerie (*Haecker*) oder besser Coenomerie kann also das gleiche Resultat bedingen, wie Monomerie. Auf das Merkmal der Lebensunfähigkeit bezogen lässt sich daraus theoretisch der Schluss ableiten, dass es ausser einer monomeren Elimination auch eine polymere (coenomere) Elimination geben kann.

An diese Möglichkeit scheint noch kaum gedacht worden zu sein. Zum mindesten hat die Bedeutung des Vorkommens einer polymeren Elimination noch nicht die erforderliche Beachtung gefunden. Dass es sich bei der polymeren Elimination nicht nur um einen theoretisch geforderten Vorgang handelt, sondern um etwas, was experimentell längst belegt ist, möge das folgende Beispiel lehren.

Werden zwei Samtbohnenarten, nämlich die gewöhnliche Samtbohne (*Stizolobium deeringianum*) und die Lyoner Bohne (*St. niveum*) miteinander gekreuzt, so erhält man einen lebensfähigen Bastard. Die Fruchtbarkeit dieses Bastards ist aber insofern herabgesetzt, als sein Pollen sich nur zu Hälfte als keimfähig erweist. Wurde nun die zweite Bastardgeneration auf ihre Pollenfertilität untersucht, so stellte sich heraus, dass die Hälfte der Pflanzen voll fertil war, die andere Hälfte aber semisteril, wie die primären Bastarde (BELLING). Eine Erklärung für dieses überraschende Verhalten liess sich durch folgende Überlegung gewinnen. Für die erste Elterform sei angenommen, dass sie unter anderen auch die Faktoren A und b homozygotisch enthalte; die zweite Elterform sei demgegenüber homozygotisch für a und B. Die Elterkombinationen AAbb und aaBB sind ebenso voll lebensfähig, wie die Bastardkombination AaBb. Komplikationen ergeben sich erst bei der Haplontenbildung des Bastardes. Hier muss man annehmen, dass die dominant-rezessive (Ab) und die rezessiv-dominante Kombination (aB), wie bei den Elterformen, voll lebensfähig sind. Die doppeltdominante (AB) und die doppeltrezessive (ab) Kombination sind demgegen-

über anscheinend nicht lebensfähig. Entwicklungsmechanisch liesse sich das vorstellen, wenn man etwa annähme, dass der dominante Partner eines jeden der beiden Faktorenpaare jeweils Alkalibildung, der rezessive Säurebildung veranlasste. Die dominant-rezessive bzw. die rezessiv-dominante Kombination würde dann amphoter und vielleicht deshalb lebensfähig sein; die doppeltdominante Form würde dann durch Alkalibildung, die doppeltrezessive durch Säurebildung vielleicht ausgeschaltet werden. Selbstverständlich soll dieses Beispiel nicht sagen, dass tatsächlich der entwicklungsmechanische Zusammenhang damit geklärt sei; es soll nur zeigen, dass der faktoriell geforderte Vorgang entwicklungsmechanisch denkbar ist. Unter Annahme der gemachten Voraussetzungen würde dann der Erbgang der Samtbohnen lauten:

$$\begin{array}{ll}
 AAbb \times aaBB & = \text{Samtbohne} \times \text{Lyoner Bohne (fertil)} \\
 \quad \underline{Ab} \quad \underline{aB} & = \text{normaler Pollen} \\
 \quad \quad AaBb & = \text{Bastardbohne (semisteril)} \\
 AB + \underline{Ab} + \underline{aB} + ab & = \text{taub: normal: normal: taub} \\
 \quad \uparrow \quad \text{lebensfähig} \quad \uparrow & \quad 0 : 1 : 1 : 0 \\
 AAbb + 2AaBb + aaBB & = 1 \text{ fertile: } 2 \text{ semisterile: } 1 \text{ fertile Bastardbohnen.}
 \end{array}$$

Durch das Beispiel der Samtbohnenkreuzung erscheint der experimentelle Beweis für das Vorkommen einer polymeren Elimination zunächst geliefert. Mit dieser Tatsache lassen sich dann aber für die *Oenothera*-forschung, zu welcher nun zurückgekehrt sei, recht wichtige Folgerungen ziehen.

Von *Oenothera lamarckiana* ist es bekannt, dass sie stets nur 50 % fertilen Pollen hervorbringt, während die restlichen 50 % durch geringe Grösse auffallen, und sich als taub erweisen (RENNER). Ebenso ergab die mikroskopische Untersuchung der Samenanlagen, dass von diesen 50 % degenerieren (GEERTS). Dieser bislang meist vorsichtig übergangene Tatbestand lässt sich durch polymere Elimination unschwer erklären, während jeder Versuch der Zurückführung auf monomere Elimination scheitert.

Die Konstitution von *O. lamarckiana* wurde bei früherer Gelegenheit bereits abgeleitet als

$$(Gv l_g L_v)(g V L_g l_v) = W Z$$

Für diese Komplexe werden weiterhin die nebengestellten Abkürzungen

gebraucht, um eine zu weitgehende Ausdehnung der geschriebenen Formeln zu vermeiden. Angenommen sei nun, dass mit dem W (= gesamter *gaudens*-Komplex) noch ein Faktor  $\lambda_1$ , mit dem Z (= gesamter *velans*-Komplex) noch ein Faktor  $\lambda_2$  gekoppelt sei. Unabhängig davon bestehe noch ein zweites pseudallelomorphes Faktorenpaar  $\lambda_3$  und  $\lambda_4$ . Die Wirkung dieser  $\lambda$ -Letalfaktoren äussere sich so, dass die Haplonten mit  $\lambda_1\lambda_3$  und diejenigen mit  $\lambda_2\lambda_4$  nicht lebensfähig seien.

$$O. lamarckiana = (GvL_g L_v \lambda_1 \Lambda_2) (gVL_g L_v \Lambda_1 \lambda_2) (\lambda_3 \Lambda_4) (\Lambda_3 \lambda_4)$$

Durch Einsetzen der Abkürzungen und durch Weglassen der normalen Allelomorphe zu  $\lambda$  wird daraus:  $(W\lambda_1) (Z\lambda_2) \lambda_3 \lambda_4$ .

Bei Selbstung würde der Erbgang dann lauten:

$$\begin{array}{rcl} (W\lambda_1) (Z\lambda_2) \lambda_3 \lambda_4 & = & \textit{lamarckiana} \\ (W\lambda_1) \lambda_3 + (W\lambda_1) \lambda_4 + (Z\lambda_2) \lambda_3 + & = & \textit{gaudens}' + \textit{gaudens} + \textit{velans} + \\ \uparrow\uparrow & & 0 \quad : \quad 1 \quad : \quad 1 \quad : \\ & & + \textit{velans}'. \\ & & \uparrow\uparrow \quad : \quad 0 \\ (W\lambda_1)(W\lambda_1) \lambda_4 \lambda_4 + 2(W\lambda_1)(Z\lambda_2) \lambda_3 \lambda_4 + & = & \textit{homolaeta} + 2 \textit{lamarckiana} + \\ \uparrow & & 0 \quad : \quad 2 \quad : \\ & & + \textit{homovelutina} \\ & & \uparrow \quad : \quad 0 \end{array}$$

Durch polymere Elimination ( $\uparrow\uparrow$ ) gehen dabei von jeder der haploiden Kombinationentypen W (= *gaudens*) und Z (= *velans*) die Hälfte zu Grunde und liefern tauben Pollen; durch monomere zygotische Elimination ( $\uparrow$ ) fallen in der schon besprochenen Weise die Homozygoten aus und bilden tauben Samen: Das Resultat entspricht völlig den experimentell gefundenen Tatsachen.

Für die Verhältnisse von *O. lamarckiana* lässt sich somit die Erklärung des Haplontenausfalles durch polymere Elimination mühelos anwenden. Es fragt sich, ob das auch anderwärts möglich ist. Gerade *O. muricata*, welche in den bisherigen Erörterungen auch eine grosse Rolle gespielt hat, lässt hier ernste Bedenken aufkommen, denn bei ihr werden ja nicht 50 % der Samenanlagen taub, sondern nur 25 %.

Eine Aufklärung vermag hier vielleicht das Verhalten von *O. biennis* zu liefern. Die Konstitution von *O. biennis* entspricht im Wesentlichen ganz derjenigen von *O. muricata*; der Unterschied ist nur der, dass bei ihr der Faktor R (= *rigens*) durch A (= *albicans*), der Faktor C

(= *curvans*) durch  $R^u$  (= *rubens*), ferner  $l_r$  durch  $l_a$ ,  $l_c$  durch  $l_{ru}$  ersetzt ist. Die Formel lautet also zunächst:

$$(R^u a L_a l_{ru}) (r^u A l_a L_{ru}) = X.Y$$

Auch bei *O. biennis* gehen 50 % der Pollenkörner (GEERTS) zu Grunde, es ist also auch hier das Vorliegen von polymerer Elimination anzunehmen. In die Formel sind also noch die Faktoren  $\lambda^b_1$ ,  $\lambda^b_2$ ,  $\lambda^b_3$  und  $\lambda^b_4$  in der bei *O. lamarckiana* abgeleiteten Weise aufzunehmen. Die vollständige Formel würde also lauten:

$$O. biennis = (R^u a L_a l_{ru} \lambda^b_1 \Lambda^b_2) (r^u A l_a L_{ru} \Lambda^b_1 \lambda^b_2) (\lambda^b_3 \Lambda^b_4) (\Lambda^b_3 \lambda^b_4).$$

Um diese Formel zu vereinfachen seien für die Glieder der erstgenannten Formel die allgemeinen Abkürzungen X bzw. Y eingesetzt, bei den  $\lambda$ -Faktoren werde der normale Partner  $\Lambda$  weggelassen:  $(X\lambda^b_1)(Y\lambda^b_2)\lambda^b_3\lambda^b_4$ .

Bei diesem Heterozygoten verläuft die Gametenbildung folgendermaßen:

$$\begin{array}{rcl} (X\lambda^b_1)(Y\lambda^b_2)\lambda^b_3\lambda^b_4 & = & biennis \\ \delta (X\lambda^b_1)\lambda^b_3 + (X\lambda^b_1)\lambda^b_4 + (Y\lambda^b_2)\lambda^b_3 + & = & rubens + rubens + albicans + \\ \quad \uparrow\uparrow & \quad \uparrow & 0 \quad : \quad 1 \quad : \quad 0 \quad : \\ & + (Y\lambda^b_2)\lambda^b_4 & + albicans. \\ & \quad \uparrow\uparrow & : \quad 0 \\ \varphi (X\lambda^b_1)\lambda^b_3 + (X\lambda^b_1)\lambda^b_4 + (Y\lambda^b_2)\lambda^b_3 + & = & rubens + \underbrace{albicans + albicans}_{\text{statt rubens}} + \\ (\dagger) & \quad [\dagger] & 0 \text{ (oder 1)} : \quad 2 \quad : \\ & + (Y\lambda^b_2)\lambda^b_4 & + albicans \\ & \quad \uparrow\uparrow & : \quad 0 \end{array}$$

Von diesen Gametenkombinationen fallen im männlichen Geschlecht die Typen 1 und 4 durch polymere Elimination ( $\uparrow\uparrow$ ) aus: davon leiten sich 50 % sterile Pollenkörner ab. Ausserdem fällt die 3. Kombination wegen monomerer gametischer Elimination ( $\uparrow$ ) aus: davon leiten sich die 25 % keimungsunfähigen geschrumpften Pollenkörner mit feiner runder Stärke ab. Es bleiben also zur Fortpflanzung nur 25 % normale Pollenkörner mit spindelförmiger Stärke.

Im weiblichen Geschlecht liegen die Dinge anders. Bei den beiden mittleren Kombinationen gilt der früher bereits berührte Fall, dass Ersatz stattfinden kann. Während normalerweise die zweite Kombination durch gametische Elimination ausfallen sollte ( $[\dagger]$ ) wird sie durch

ihren lebensfähigen Partner, der in anderen Tetradenzellen enthalten ist, ersetzt: es entstehen hier also 50 % lebensfähige Samenanlagen. Die polymere Letalkombination  $\lambda^b_2\lambda^b_4$  wirkt beim ♂ ebenso wie beim ♀, sodass die 4. Kombination (††) zugrundegeht: daraus würden 25 % taube Samenanlagen resultieren (mikroskopischer Beleg fehlt leider noch).

Bei der ersten Kombination können nun im ♀-Geschlecht zwei Möglichkeiten vorkommen: a) Die polymere Letalkombination  $\lambda^b_1\lambda^b_3$  oder der monomere Letalfaktor  $l_{ru}$  oder beide wirken beim ♀ absolut tödlich. Dann fällt die erste Haplokombination ganz aus (mikroskopischer Beleg fehlt noch). Die Folge muss sein, dass alle gebildeten Samen lebensfähig sind: in der Tat ergeben gewisse *O. biennis* 82—96 % Keimpflanzen (DE VRIES). b) Die polymere Letalkombination  $\lambda^b_1\lambda^b_3$  wirkt im ♀ nicht absolut tödlich; ebenso ist der Letalfaktor  $l_{ru}$  beim ♀ nicht absolut tödlich. Die 1. Kombination fällt dann schwächlich, aber lebensfähig aus. Eine solche schwache weibliche Haplokombination vermag keinen gesunden Embryo mehr zu bilden, sondern mit ihr gebildete Diplonten gehen zu Grunde; die Folge ist, dass  $\frac{1}{3}$  der Samen unbrauchbar ist: in der Tat gehen bei gewissen *O. biennis* nur 55—77 % der Samen auf (RENNER).

Bei gewissen Kreuzungen kann anscheinend gelegentlich die geschwächte ♀-Haplokombination doch noch lebensfähige Zygoten hervorbringen. Daraus erklärt sich das verschiedene Verhalten verschiedener *O. biennis*-Stämme bei der Verbindung mit *O. lamarckiana*: Während die *O. biennis* vom Typus a aus Holland nur die „Zwillingsbastarde“ *O. albilaeta* und *O. albivelutina* ergiebt, treten bei der *O. biennis* vom Typus b aus Nymphenburg auch gelegentlich *O. rubivelutina* (= *fallax*) auf, die sonst nur aus der reziproken Kreuzung bekannt sind (= *rubens* × *velans*).

Danach kommen also bei *O. biennis* zwei Arten von brauchbaren Gametenbildungen vor, deren Resultat das Folgende ist:

Rasse a	Rasse b
	$(X\lambda^b_1)(Y\lambda^b_2)\lambda^b_3\lambda^b_4$
$\delta (X\lambda^b_1)\lambda^b_4 = 25 \% \text{ rubens}$	$\delta (X\lambda^b_1)\lambda^b_4 = 25 \% \text{ rubens}$
$\varphi (Y\lambda^b_2)\lambda^b_3 = 50 \% \text{ albicans}$	$\varphi \begin{cases} (X\lambda^b_1)\lambda^b_3 = 25 \% \text{ schwache rubens} \\ (Y\lambda^b_2)\lambda^b_3 = 50 \% \text{ albicans.} \end{cases}$

Bei *O. muricata* liegt nun ein Parallellfall zur Rasse b der *O. biennis*

vor. Taub sind von den Samenanlagen nur 25 % (GEERTS); weitere 25 % ergeben augenscheinlich höchstens lebensunfähige Diplonten, denn es keimen bloss 63—87 % der Samen (RENNER). Auch bei Kreuzungen scheinen die geschwächten Samenanlagen nie mehr Keimpflanzen zu ergeben, selbst wenn sie noch Samen bilden sollten. Das Interessanteste ist aber die Feststellung (RENNER), dass bei *O. muricata* unter 253 Samenanlagen 70 ganz klein waren, 32 deutlich vergrössert und 151 gross — eine brauchbare Parallele zu der theoretischen Forderung: 1 taub: 1 tödlich geschwächt: 2 gesund. Dazu kann ergänzend erwähnt werden, dass die 70 kleinen Samenanlagen nicht, die 183 anderen sicher befruchtet waren. In diesem Ergebnis glaube ich eine klare Bestätigung des vorgelegten Erklärungsversuches erblicken zu dürfen.

Auf die Möglichkeit, dass mehr als 2 Faktoren erst zusammen das Absterben bedingen, soll bloss hingewiesen werden; vielleicht lassen sich dafür später auch bei den *Oenotheren* Beispiele ermitteln. Für die vorliegenden Zwecke genügt die allgemeine Feststellung, dass der Ausfall von Haplonten und somit auch von Gameten infolge des Zusammenwirkens verschiedener Faktoren experimentell gesichert erscheint, und dass man das Vorkommen einer *polymeren gametischen Elimination* nicht ausser Acht lassen darf.

#### 4.

Der Vergleich der Elimination mit der Entwicklung einer roten Blütenfarbe hatte für die bisher herangezogenen Beispiele nur in etwas übertragenem Sinne Gültigkeit. Bei der roten Blütenfarbe handelt es sich um ein Merkmal des Diplonten, bei den Fällen der polymeren Elimination handelte es sich um die Lebensunfähigkeit von Haplonten. Es darf wohl mit Recht erwartet werden, dass auch Fälle einer polymeren Elimination von Diplonten innerhalb der an Eliminationserscheinungen so reichen Gattung *Oenothera* vorkommen möchten. Das scheint denn auch der Fall zu sein.

Bei der Kreuzung von *O. lamarckiana* ♀ mit *O. muricata* ♂ ergab sich, wie oben erörtert, ein Paar von Zwillingsbastarden, nämlich *O. gracililaeta* und *O. gracilivelutina*. Von diesen war *O. gracilivelutina* normal lebensfähig; *O. gracililaeta* erwies sich dagegen als chlorophyllfrei und musste demgemäss früh zugrunde gehen:

$$GV \times RC = \textit{lamarckiana} \times \textit{muricata}$$

$$GC + VC = \textit{gracililaeta}\dagger + \textit{gracilivelutina}$$



Bei der Kreuzung von *O. muricata* ♀ mit *O. lamarckiana* ♂ ergeben sich ebenfalls Zwillingsbastarde, nämlich *O. murilaeta* und *O. murivelutina*.

$$RC \times GV = \textit{muricata} \times \textit{lamarckiana}$$

$$RG + RV = \textit{murilaeta} + \textit{murivelutina}$$

Kreuzt man nun den ersten dieser Bastarde *O. murilaeta* zurück gegen *O. muricata* als ♂, so erhält man wiederum Zwillingsbastarde, und zwar nach der Komplextheorie *O. muricata* und *O. gracililaeta*:

$$RG \times RC = \textit{murilaeta} \times \textit{muricata}$$

$$RC + GC = \textit{muricata} + \textit{gracililaeta}$$

In Wirklichkeit werden bei der Rückkreuzung aber nicht die Formen erlangt, welche der Name angiebt. Die „*O. muricata*“ ist nicht identisch mit der Stammform, sondern wird von ihr als *coerulea* unterschieden; die „*O. gracililaeta*“ gleicht nicht dem primären Bastarde dieses Namens, denn sie ist nicht lebensunfähig wie dieser, sondern vollkräftig.

Für die vorliegende Diskussion von Interesse ist nur das Verhalten der beiden Bastarde mit dem vorläufigen gemeinsamen Namen *O. gracililaeta*. Die Verschiedenheit in der Lebensfähigkeit zeigt, dass der Erbgang nicht nur durch den Austausch der allelomorphen oder besser pseudallelomorphen Faktoren G (= *gaudens*), V (= *velans*), C (= *curvans*) und R (= *rigens*) charakterisiert ist, sondern dass noch mehr Faktoren dabei beteiligt sind. Das erwartete Resultat erhält man etwa bei folgender Überlegung: In dem Erbgange spielen noch die Faktoren  $\lambda^*_1$  und  $\lambda^*_2$  eine Rolle. Von diesen ist  $\lambda^*_1$  homozygotisch bei *O. lamarckiana* vorhanden, unabhängig von G oder V;  $\lambda^*_2$  ist gekoppelt mit dem C der *O. muricata*. Beide Faktoren zusammen bedingen eine Herabsetzung des Chlorophyllgehaltes, welche in Gegenwart von V oder R mässig ist, in Gegenwart von G dagegen absolutes Fehlen des Chlorophylles und damit Lebensunfähigkeit bedingt. Die Erbgänge lauten dann, wenn man die normalen Allelomorphe stets weglässt:

1. Primäre Kreuzung *lamarckiana* ♀ × *muricata* ♂:

$$\begin{aligned} GV\lambda^*_1\lambda^*_1 \times R(C\lambda^*_2) &= \textit{lamarckiana} \times \textit{muricata} \\ \text{♀ } G\lambda^*_1 + V\lambda^*_1 &= \text{♀ } \textit{gaudens} + \textit{velans} \\ \delta(C\lambda^*_2) + [R] &= \delta \textit{curvans} + \textit{rigens} \dagger \\ G\lambda^*_1(C\lambda^*_2) + V\lambda^*_1(C\lambda^*_2) &= \textit{gracililaeta} \dagger + \textit{gracilivelutina} \end{aligned}$$

2. Primäre Kreuzung *muricata* ♀ × *lamarckiana* ♂:

$$R(C\lambda^*_2) \times GV\lambda^*,\lambda^*_1 \quad \textit{muricata} \times \textit{lamarckiana}$$

$\varnothing R + [C\lambda^*_2]$	$\varnothing rigens + curvans \dagger$
$\delta G\lambda^*_1 + V\lambda^*_1$	$\delta gaudens + velans$
$G\lambda^*_1R + V\lambda^*_1R$	$murilaeta + murivelutina$
3. Abgeleitete Kreuzung <i>murilaeta</i> ♀ × <i>muricata</i> ♂:	
$G\lambda^*_1R \times R(C\lambda^*_2)$	$murilaeta \times muricata$
$\varnothing G + G\lambda^*_1 + R + R\lambda^*_1$	$\varnothing gaudens'' + gaudens + rigens'' + rigens$
$\delta (C\lambda^*_2) + [R]$	$\delta curvans + rigens \dagger$
$G(C\lambda^*_2) + G\lambda^*_1(C\lambda^*_2) + R(C\lambda^*_2) +$	1. <i>gracililaeta</i> lebensfähig
1. 2. 3.	2. <i>gracililaeta</i> † („gelbe Keime)
$+ R\lambda^*_1(C\lambda^*_2)$	3. <i>muricata</i> (= <i>coerulea</i> )
4.	4. <i>muricata</i> gelblich (= <i>intermedia</i> )

4. Abgeleitete (sesquizeiproke) Kreuzung *murivelutina* ♀ × *muricata* ♂:

$V\lambda^*_1R \times R(C\lambda^*_2)$	$murivelutina \times muricata$
$\varnothing V + V\lambda^*_1 + R + R\lambda^*_1$	$\varnothing velans + velans'' + rigens'' + rigens$
$\delta (C\lambda^*_2) + [R]$	$\delta curvans + rigens$
$V(C\lambda^*_2) + V\lambda^*_1(C\lambda^*_2) + R(C\lambda^*_2) +$	1. <i>gracilivelutina</i> stark
1. 2. 3.	2. <i>gracilivelutina</i> normal
$+ R\lambda^*_1(C\lambda^*_2)$	3. <i>muricata</i> (= <i>coerulea</i> )
4.	4. <i>muricata</i> gelblich (= <i>intermedia</i> )

Dass das Bild, welches diese Schreibung bietet, bereits vollständig sei, ist nicht zu erwarten. Es werden darin ja nur 2 Koppelungsgruppen berücksichtigt, während es deren in Wirklichkeit 7 sind und keinerlei Grund vorliegt, vollständige Homozygotie in den anderen 5 Koppelungsgruppen anzunehmen. Ein Zusammenspiel mit anderen Eliminationsvorgängen könnte auch stören und den Gang verwikeln; aus den vorliegenden Daten lässt sich das nicht klar entnehmen. Das was angestrebt wurde, war nur, eine Erklärung dafür beizubringen, wie es denkbar ist, dass eine Kombination im einen Erbgange nicht lebensfähig ist, im anderen aber lebensfähig erscheint. Das lässt sich kaum anders verstehen, als dass beide analog erscheinenden Kombinationen nicht identisch sind. In der einen ist vielmehr wahrscheinlich ein Faktor ( $\lambda^*_1$ ) enthalten, welcher bei der anderen durch vorhergegangene anderweitige Kreuzung herausgemendelt ist. Das Verhalten der Geschwisterformen in der Kreuzung 3 und das Verhalten der Kreuzung 4 scheint dieser Deutung zum Mindesten nicht ohne weiteres zu widersprechen.

Ein weiteres Beispiel bietet das Verhalten von *O. biennis Chicago*. Kreuzt man *O. biennis Chicago* ♀ mit *O. muricata* ♂, so ergeben sich durchweg lebensunfähige Bastardpflänzchen (91 % keimhaltige Samen). Verbindet man dagegen *O. biennis Chicago* ♀ mit der gewöhnlichen *O. biennis* ♂, so erhält man lebensfähige Bastardpflanzen, vom „*rubienis*“ – Typus (bis 84% Keimhaltigkeit). Verbindet man schließlich *O. biennis* ♀ mit *O. muricata* ♂, so erhält man lebensfähige Bastardpflanzen, der Form *O. albigracilis* (= *O. muricatoides* Lotsy) (93 % Keimhaltigkeit). Die beiden Komponenten der ersten Kreuzung sind also einzeln mit anderen Formen fortpflanzungsfähig, nur miteinander nicht. Die Kombination an sich gesunder Haplonten, von denen kaum angenommen werden darf, dass sie zufällig denselben rezessiven zygotischen Letalfaktor für monomere Elimination besitzen, kann nur dann lebensunfähig sein, wenn dabei zwei polymer (coenomer) Absterben verursachende Faktoren beteiligt sind. Der Versuch einer faktoriellen Ableitung darf vielleicht im Hinblick auf das spärliche Tatsachenmaterial unterbleiben.

Der Hinweis darauf, dass manche Unmöglichkeit von Kreuzung beliebiger, vielleicht einander sogar recht nahestehender Formen, in ähnlicher Weise, wie bei der Kreuzung *O. biennis Chicago* × *O. muricata* zu erklären ist, soll nicht unterlassen werden. Und ebenso sei darauf hingewiesen, dass damit gerechnet werden muss, dass alle Typen der coenomeren Merkmalsbestimmung welche in den Lehrbüchern der Vererbungslehre angedeutet sind, wie beliebige andere Merkmale, so auch Letalität auslösen können. So wird sich eine Fülle von Möglichkeiten ergeben, deren theoretische Ableitung völlig überflüssig wäre, deren Eintreten aber nicht ausser Betracht gelassen werden darf.

Um eine Vorstellung von der Komplikation bei dem hier zur Rede stehenden Typus von Eliminationsvorgängen zu geben, sei noch kurz ein Fall wiedergegeben, der an anderer Stelle ausführlicher behandelt ist <sup>1)</sup>. Es betrifft die Vererbung der Blütenfüllung bei *Matthiola annua*. Hier handelt es sich darum, eine Erklärung dafür zu finden, dass eine bestimmte Rasse von einfachblütigen Levkojen zu etwa gleichen Teilen einfachblütige fertile und gefüllte sterile Nachkommen hervorbringt, wobei die einfachblütigen Pflanzen sich dauernd weiter

<sup>1)</sup> PRELL, H., Das Problem der Blütenfüllung bei *Matthiola annua*. Ein Beitrag zur Kenntnis der polymeren Elimination. Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererbgs.-Lehre, 1924.

wie die Mutterpflanze verhalten und in jeder Generation ca. 50 % gefüllte Nachkommen abspalten. Für die Blütenform darf bei *Matthiola* ein Faktorenpaar angenommen werden, dessen dominanter Partner E einfache, der rezessive Partner e gefüllte Blüten bedingt. Mit E ist stets ein Faktor  $\lambda_1$ , gekoppelt, mit e ein Faktor  $\lambda_2$ ; diese beiden  $\lambda$ -Faktoren sind einzeln auch homozygotisch bedeutungslos, bringen aber zusammen ( $\lambda_1\lambda_2$ ) eine Letalwirkung hervor, welche sich darin äussert, dass der Pollen abgetötet wird. Schliesslich ist mit e ein Faktor k für kräftigere Konstitution gekoppelt, welcher die Abtötung verhindert. Die gefülltblütige abspaltende Levkojenrasse ist ( $E\lambda_1\Lambda_2K$ ) ( $e\Lambda_1\lambda_2K$ ) oder gekürzt ( $E\lambda_1$ ) ( $e\lambda_2k$ ). Bei Selbstung der gefüllte abspaltenden Rasse ergibt sich der Erbgang:

$$\begin{array}{rcl} (E\lambda_1) (e\lambda_2k) & = & \text{einfach (spaltend)} \\ \varphi (E\lambda_1) + (e\lambda_2k) \quad \delta (E\lambda_1) + (e\lambda_2k) & & \\ \quad \quad \quad \uparrow & & \\ (E\lambda_2)(e\lambda_2k) + (e\lambda_2k)(e\lambda_2k) & = & \text{einfach (spaltend) + gefüllt (steril)} \end{array}$$

Die Richtigkeit der gewählten Formelschreibung wird durch die Rückkreuzungen erwiesen:

1. Rückkreuzung mit der Normalform als Mutter:

$$\begin{array}{rcl} (E\lambda_1) (E\lambda_1) \times (E\lambda_1) (e\lambda_2k) & = & \text{einfach (normal) } \times \text{ einfach (spaltend)} \\ (E\lambda_1) (e\lambda_2k) & = & \text{einfach (spaltend)} \\ (E\lambda_1) (e\lambda_2k) + (e\lambda_2k) (e\lambda_2k) & = & \text{einfach (spaltend) + gefüllt.} \end{array}$$

2. Rückkreuzung mit der Normalform als Vater:

$$\begin{array}{rcl} (E\lambda_1) (e\lambda_2k) \times (E\lambda_1) (E\lambda_1) & = & \text{einfach (spaltend) } \times \text{ einfach (normal)} \\ (E\lambda_1) (E\lambda_1) + (E\lambda_1) (e\lambda_2k) & = & \text{einfach (normal) + einfach (spaltend)} \\ (E\lambda_1) (E\lambda_1) \parallel (E\lambda_1) (e\lambda_2k) + & = & \text{einfach (konstant) } \parallel \text{ spaltend +} \\ & & + (e\lambda_2k) (e\lambda_2k) \quad \quad \quad + \text{ gefüllt.} \end{array}$$

Die polymere Wirkung von  $\lambda_1\lambda_2$  im Diplonten ist es also hier, welche einen Teil der folgenden Haplogeneration vernichtet ( $\dagger$ ).

Die Ausschaltung gewisser Typen beruht in diesen Fällen nicht auf der Anwesenheit eines einzelnen Letalfaktors allein, sondern auf dem Zusammenwirken von 2 oder mehr verschiedenen Faktoren in der Zygote, deren gemeinsames Auftreten erst eine Schädigung hervorbringt. Damit ist als weiterer Typus der faktoriellen Ausscheidung von Kombinationen das Vorkommen einer *polymeren zygotischen Elimination* anzuführen.

## 5.

Die Mehrzahl der höheren Pflanzen weist nicht nur haploide und diploide Zellen auf, sondern auch triploide. Ausser dem reduzierten haploiden Gametophyten und dem wohlentwickelten diploiden Sporophyten besitzen die meisten Angiospermen noch das triploide Endosperm. Entstanden durch die Kopulation des zweiten männlichen Gametokernes im Pollenschlauch mit den beiden verschmolzenen Polkernen des sekundären Embryosackes, weist der Endospermutterkern zwei mütterliche und eine väterliche Chromosomengarnitur auf. Gelegentlich tritt das sogar phänotypisch deutlich hervor, wie etwa bei der bekannten Kreuzung von gelbsamigem und blausamigem Mais. Da die Samenfarbe hier vom Endosperm gebildet wird, sind die reziproken Bastarde nicht gleich, sondern sie nähern sich jeweils mehr dem Typus der Mutterpflanze.

Die Lebensbedingungen der triploiden Phase einer Pflanze sind naturgemäss anders, als die der haploiden und der diploiden Phase. Es muss also mit der Möglichkeit gerechnet werden, dass bei den reziproken Kreuzungen einer Pflanze AA mit einer Pflanze BB von den zwei möglichen Endospermkombinationen die eine weniger lebensfähig ist, als die andere. Wenn nun etwa von den beiden Endospermkombinationen AAB und ABB die zweite nicht recht lebensfähig ist, so wird der entstehende Embryo darunter Not leiden und gegebenenfalls zugrunde gehen. Äusserlich würde sich das darin dokumentieren, dass die Kreuzung  $A \text{ ♀} \times B \text{ ♂}$  fertil ist, die reziproke Kreuzung  $B \text{ ♀} \times A \text{ ♂}$  dagegen unbrauchbare Samen liefert.

Für Önotheren kommt diese Möglichkeit nicht in Betracht, da sie kein triploides Endosperm entwickeln. Auch anderwärts ist ein Beleg für diese theoretisch denkbare Form der Elimination noch nicht gefunden worden. Im Rahmen einer allgemeinen Erörterung über die Möglichkeiten einer Elimination darf aber, insbesondere im Hinblick auf die Erfahrungen mit der partiell triploiden *Drosophila* (Spaltungsverzug) ein Hinweis auf die Möglichkeit einer *trizygen Elimination* nicht fehlen.

## ZUSAMMENFASSUNG

Der Vergleich von verschiedenen Erbgängen verschiedener Pflanzenarten und -kreuzungen bot die Möglichkeit, weitergehend in die Vorgänge bei der Elimination oder der faktoriell bedingten Ausschei-

dung von Kombinationen einzudringen. So wurde einerseits ein Weg gefunden, wie in manche komplizierte Erscheinungsbilder bei den Erbgängen Klarheit gebracht werden kann. Andererseits gelang es, eine Übersicht über die verschiedenen Formen der Elimination zu gewinnen. Dabei konnten folgende vier Typen der Elimination durch die Auswertung experimenteller Daten abgeleitet werden:

*I. Monomere Elimination*

1. *monomere gametische Elimination*
2. *monomere zygotische Elimination*

*II. Polymere Elimination*

3. *polymere gametische Elimination*
4. *polymere zygotische Elimination*

Zu ihnen tritt vielleicht noch als fünfte die trizyge Elimination hinzu, bei welcher das Endosperm zu Grunde geht und indirekt die Zygoten ausschaltet; beobachtet ist diese Form aber noch nicht mit Sicherheit.

Bei den vier experimentell anscheinend sicher belegbaren Formen der Elimination konnten Beispiele aus dem Verhalten der Gattung *Oenothera* herangezogen werden. Das bestätigt die längst bekannte Tatsache, dass bei den Oenotheren eine mannigfaltige Elimination von grosser Bedeutung ist. Nur dem Experimentator mit Oenotheren kommt es aber zu, alle Folgerungen aus den hier angedeuteten Möglichkeiten zu ziehen, sie anzunehmen oder auch sie abzulehnen. Aus diesem Grunde musste von einer weiteren Verfolgung dieser eigenartigen Zusammenhänge abgesehen werden.

Die anfänglich vielleicht etwas überraschende Annahme, dass das eine Merkmal der Lebensunfähigkeit rein faktoriell in so vielen verschiedenen Richtungen und in jeder Richtung noch auf zahlreichen Einzelwegen erreicht wird, ist in Wirklichkeit leicht verständlich. Lebensunfähigkeit ist ja ein Merkmal, das durch unverhältnismässig mehr Bedingungen in der Phänogenese veranlasst werden kann, als irgend ein anderes Merkmal. So ist es im Grunde genommen weniger die Vielförmigkeit der Elimination, welche erstaunlich ist, als vielmehr die Tatsache, dass die verschiedenen Arten von Elimination nicht häufiger und nicht bei mehr Organismenarten bekannt geworden sind, als das bisher der Fall war.

---

442.8

g 282

DEEL VI. AFL. 2—3

MAART—JUNI 1924

# Genetica

LIBRARY

RECEIVED

OCT 8 1924

U. S. Department of Agriculture

Nederlandsch Tijdschrift voor  
Erfelijkheids- en Afstammingsleer

ONDER REDACTIE VAN

DR. J. P. LOTSY



'S-GRAVENHAGE  
MARTINUS NIJHOFF  
1924

13  
14

## INHOUD

	Blz.
UEBER EINIGE AUSSAATVERSUCHE MIT RUMEX-BASTARDEN, von B. H. DANSER (mit 4 Figuren) . . .	145
A PRELIMINARY STATEMENT OF THE RESULTS OF MR. HOUWINK'S EXPERIMENTS CONCERNING THE ORIGIN OF SOME DOMESTIC ANIMALS, by J. P. LOTSY and K. KUIPER. Part. V. (with 4 coloured and 6 black plates). . . . .	221
BOEKBESPREKINGEN . . . . .	283
<p>R. E. CLELAND, Chromosome arrangements during meiosis in certain <i>Oenotheras</i>, door H. N. KOOIMAN. — E. AUBINEAU, Le syndrome des sclérotiques bleues, door P. J. WAARDENBURG. — FRITZ BECKER, Zwölf Fälle doppelseitiger Degeneration der Macula lutea, door P. J. WAARDENBURG. — OLAF BLEGRAD en HOLGEN HANTHAUSEN. Blaue sclerae und Tendenz zu Knochenbruch mit fleckförmigen Hautatrophie und zonulärem Katarakt, door P. J. WAARDENBURG. — CHANGE BURTON, Symmetric macular degeneration in a brother and sister, door P. J. WAARDENBURG. — CROUZON ET BEHAGUE, Contribution à l'histoire d'une famille, atteinte d'ophtalmoplégie congénitale dans trois générations, door P. J. WAARDENBURG. — DRUAULT-TOUFESCO, Notes sur la myopie, door P. J. WAARDENBURG.</p>	

---

## BERICHT

- Dorénavant „Genetica” publiera les *articles originaux* en Allemand, Anglais, Français ou Hollandais, selon le choix des auteurs.
- In future *original articles* for „Genetica” can be written in Dutch, English, French or German according to the preference of the authors.
- Künftighin können, nach Wahl der Autoren, *Originalmitteilungen* in „Genetica” Deutsch, Englisch, Französisch oder Holländisch abgefasst werden.
-



# ÜBER EINIGE AUSSAATVERSUCHE MIT RUMEXBASTARDEN

von B. H. DANSER

MIT 4 FIGUREN

(Arbeit des botanischen Laboratoriums der Universität Amsterdam, Abteilung für Anatomie und Systematik von Prof. Dr. Th. J. Stomps)

## INHALTSVERZEICHNIS

Einleitung . . . . .	146
I. ABSCHNITT. HEUTIGER STAND UNSRER KENNTNISSE ÜBER DIE RUMEXBASTARDE . . . . .	147
§ 1. Ueber die Begriffe Art und Artbastard . . . . .	147
§ 2. Ueber die bekannten <i>Rumex</i> -Bastarde . . . . .	148
§ 3. Ueber das Intermediäre der Bastarde und über ihre Sterilität . . . . .	151
§ 4. Ueber die sekundären Wachstumserscheinungen . . .	153
§ 5. Ueber die weiteren Eigenschaften der Bastarde, die bei den Stammarten nicht vorkommen . . . . .	156
II. ABSCHNITT. BASTARDE, BEIM AUSSÄEN VON ARTEN ERHALTEN	159
§ 1. <i>Rumex propinquus</i> ( <i>R. crispus</i> × <i>domesticus</i> ) und <i>Rumex hybridus</i> ( <i>R. domesticus</i> × <i>obtusifolius</i> ) . . . . .	159
§ 2. <i>Rumex acutus</i> ( <i>R. crispus</i> × <i>obtusifolius</i> ) . . . . .	161
§ 3. <i>Rumex Schreberi</i> ( <i>R. crispus</i> × <i>Hydrolapathum</i> ) . . . .	162
§ 4. <i>Rumex intercedens</i> ( <i>R. crispus</i> × <i>stenophyllus</i> ) . . . .	163
§ 5. <i>Rumex abortivus</i> ( <i>R. conglomeratus</i> × <i>obtusifolius</i> ) . . .	164
§ 6. <i>Rumex ogulinensis</i> ( <i>R. obtusifolius</i> × <i>pulcher</i> ) . . . . .	165
§ 7. <i>Rumex Kloosii</i> ( <i>R. dentatus</i> × <i>maritimus</i> ) . . . . .	166
§ 8. <i>Rumex Didericae</i> ( <i>R. maritimus</i> × <i>obovatus</i> ) . . . . .	167
§ 9. <i>Rumex Thellungii</i> ( <i>R. dentatus</i> × <i>obovatus</i> ) . . . . .	169
III. ABSCHNITT. AUSGESÄTE BASTARDE . . . . .	171
§ 1. <i>Rumex acutus</i> ( <i>R. crispus</i> × <i>obtusifolius</i> ) . . . . .	171
Genetica VI	10

§ 2. <i>Rumex acutus subobtusifolius</i> . . . . .	174
§ 3. <i>Rumex Mezei</i> ( <i>R. alpinus</i> × <i>obtusifolius</i> ) . . . . .	181
§ 4. <i>Rumex limosus</i> ( <i>R. conglomeratus</i> × <i>maritimus</i> ). . . . .	183
§ 5. <i>Rumex platyphyllus</i> ( <i>R. aquaticus</i> × <i>obtusifolius</i> ) . . . . .	184
§ 6. <i>Rumex heteranthos</i> ( <i>R. paluster</i> × <i>stenophyllus</i> ) . . . . .	184
§ 7. <i>Rumex Niesslii</i> ( <i>R. conglomeratus</i> × <i>stenophyllus</i> ). . . . .	185
§ 8. <i>Rumex Schulzei</i> ( <i>R. conglomeratus</i> × <i>crispus</i> ) . . . . .	185
§ 9. <i>Rumex maximus</i> ( <i>R. aquaticus</i> × <i>Hydrolapathum</i> ) . . . . .	186
§ 10. <i>Rumex Thellungii</i> ( <i>R. dentatus</i> × <i>obovatus</i> ) . . . . .	188
IV. ABSCHNITT. ZUSAMMENFASSUNG UND BESPRECHUNG DER RESULTATE . . . . .	200
§ 1. Zusammenfassung der Resultate . . . . .	200
§ 2. Ueber den Begriff Paarungsgenossenschaft oder Synga- meon . . . . .	204
§ 3. Ueber die natürliche Verwandtschaft . . . . .	209
§ 4. Nochmals über den Artbegriff . . . . .	213

## EINLEITUNG

Die vielen Aussaatversuche, die ich mit verschiedenen *Rumex*-Arten angestellt habe, haben mir ein unerwartetes Nebenresultat ergeben, das mir eine bedeutende Stütze gewesen ist bei meinen weiteren Forschungen. In verschiedenen Aussaaten habe ich nämlich spontane Bastarde erhalten.

Später habe ich einige Male absichtlich *Rumices* ausgesät um Bastarde zu bekommen und das ist mir über Erwarten gelungen.

Weiter habe ich zu der Zeit, als ich noch an der Existenz von Artbastarden innerhalb dieser Gattung zweifelte, mehrmals Früchte von Pflanzen, die ich für Bastarde hielt, ausgesät, und einige Male erbrachte es mir den Beweis, dass ich es mit Bastarden zu tun hatte. Es gab mir jedoch auch Resultate, die meine Einsicht in die Vielgestaltigkeit dieser Pflanzen beeinflusst haben.

Was hinsichtlich der Bastarde der *Rumices* schon bekannt ist, wissen nur diejenigen, die sich mehr ins Besondere mit diesen Pflanzen beschäftigt haben. Für andere hat man es bis jetzt als etwas Unwichtiges betrachtet. Erstens weil viele den Beobachtungen, die in der freien Natur von Floristen verrichtet worden sind, keinen grossen Wert beimessen und einen verhältnismässig zu grossen Wert auf Experimente in

Gärten und Laboratorien legen; und zweitens weil man ins Besondere zweifelt an der Erkennbarkeit von Bastarden in der freien Natur, so dass man in keinem Falle Schlüsse allgemeiner Art aus demjenigen, was von Floristen über Bastarde mitgeteilt wird, ziehen will.

Hieran sind gewiss die Floristen schuld. Denn zahllose Male stellte es sich heraus, dass sogenannte Bastarde nur in der Phantasie der Entdecker bestanden, oder dass sie beruhten auf ungenügender Beobachtung oder ungenügender Einsicht in die Vielgestaltigkeit der Arten.

In den folgenden Zeilen hoffe ich jedoch zu zeigen, dass die *Rumex*-Spezialisten sich beim Unterscheiden der Artbastarde nur in Kleinigkeiten geirrt haben. Ich will darum mit dem, was schon ohne Kulturversuche betreffs der *Rumex*-Bastarde bekannt war, anfangen.

## I. ABSCHNITT. HEUTIGER STAND UNSRER KENNTNISSE ÜBER DIE RUMEXBASTARDE

### § 1. ÜBER DIE BEGRIFFE ART UND ARTBASTARD

Bevor ich zur Besprechung der *Rumex*-Bastarde schreite, ist es nötig festzustellen, was ein *Rumex*-Kenner hierunter versteht.

Mit Bastarden meint er Artbastarde. Diese Artbastarde sind überdies nur mit Gewissheit aus der Untergattung *Lapathum* bekannt. Wir könnten darum den Ausdruck *Rumex*-Bastard durch *Lapathum*-Artbastard ersetzen. Um der Einfachheit willen werde ich das jedoch nicht tun.

Weiter ist es nötig festzustellen, was ein *Rumex*-Kenner unter einer Art versteht. Wir können das wie folgt deutlich machen.

Die *Rumices* der Untergattung *Lapathum* hat man eingeteilt in Gruppen, die von den Systematikern Arten genannt werden. Diese Gruppen sind jede für sich wieder vielförmig, haben jedoch die Eigentümlichkeit, dass die erblichen Varietäten, die innerhalb solch einer Gruppe bestehen, durch Reihen von Zwischenformen mit einander verbunden sind, während zwischen den Arten solche Reihen von Zwischenformen nicht zu finden sind. Die *Rumex*-Kenner sind immer eifrig damit beschäftigt gewesen, diese Arten so gewissenhaft wie möglich zu bilden. Mehrmals hat man versucht neue Arten von den alten abzutrennen, jedoch man kam dann meistens später zur Einsicht, dass dennoch Zwischenformen bestanden und man fügte die neue Art wieder

zur alten. So ist es geschehen mit der Abtrennung des *Rumex silvester* vom *Rumex obtusifolius*. Anderseits hat man dann und wann versucht Arten mit einander zu vereinigen, jedoch auch dies ist meistens nicht gelungen, weil es sich später herausstellte, dass die Vereinigung sich gründete auf ungenügende Kenntnis der Arten und dass es keine wirklichen Zwischenformen gab. So war es der Fall mit der Vereinigung von *Rumex conglomeratus* und *Rumex sanguineus* zu einer Art.

Gewiss bedürfen viele Arten in dieser Beziehung einer näheren Untersuchung und müsste vielleicht *Rumex dentatus* in mehrere Arten gespalten und umgekehrt *Rumex maritimus* und *Rumex persicarioides* zu einer Art vereinigt werden. Jeder *Rumex*-Kenner weiss jedoch, dass dies keine Geschmackssache ist, sondern dass es durch weitere Untersuchung entschieden werden muss.

In letzterer Zeit ist nun die Ueberzeugung hinzugekommen, dass innerhalb der genannten Arten Bastardierungen zwischen allen Individuen möglich sind und dass die Bastardierungsprodukte fruchtbar sein werden, während zwischen den Arten unter einander entweder keine Kreuzung möglich ist, oder nur Bastarde entstehen, die in hohem Grade steril sind, so dass sie nicht im Stande sind sich durch die wenigen Samen, die sie hervorbringen, neben den fertilen Arten zu behaupten.

Gegenwärtig definiert man darum die *Lapathum*-Arten als Gruppen, innerhalb welcher alle Bastardierungen möglich sind, zwischen denen jedoch nur Bastarde entstehen können mit stark herabgesetzter Fertilität.

Die Veränderung der Artdefinition ist darum von grossem Interesse, weil die erstere Definition die Unterscheidung der Arten von der Einsicht der Systematiker abhängig machte, während die letztere es möglich macht, die Arten experimentell zu prüfen. Darum ist es, meiner Ansicht nach, von grosser Bedeutung, dass, seitdem man die Artdefinition geändert hat, die Begrenzung der Arten keine Aenderung erlitten hat. Die von den alten Systematikern unterschiedenen Arten haben ihren vollen Wert beibehalten.

## § 2. ÜBER DIE BEKANNTEN RUMEXBASTARDE

Diese Auseinandersetzung über den Artbegriff war nötig, um näher von den Artbastarden sprechen zu können. Umgekehrt war die moder-

ner Definition des Artbegriffes nicht möglich, bevor man die Artbastarde zu erkennen und zu unterscheiden gelernt hatte.

Diese Unterscheidung schreibt sich ungefähr von der Mitte des vorigen Jahrhunderts her. Vor dieser Zeit waren zwar Bastarde beschrieben worden, sie waren jedoch auf eine Linie mit Arten oder Varietäten gestellt worden.

Solche als Art oder Varietät beschriebenen Bastarde sind die folgenden.

1. *Rumex acutus* LINNÉ, 1753, von welchem man lange nicht begriffen hat, was der Autor damit gemeint hat, und welchen man gegenwärtig als den Bastard von *Rumex crispus* und *Rumex obtusifolius* betrachtet.

2. *Rumex cristatus* WALLROTH, 1822, und

3. *Rumex pratensis* MERTENS et KOCH, 1826, die sich später ebenfalls als Bastarde von *Rumex crispus* und *Rumex obtusifolius* herausstellten.

4. *Rumex limosus* THUILLIER, 1799 (nicht zu verwechseln mit *Rumex paluster* SMITH, 1800), der sich später als der Bastard von *Rumex conglomeratus* und *Rumex maritimus* herausstellte.

5. *Rumex maximus* SCHREBER, 1811, = *Rumex heterophyllus* SCHULZ 1819, = *Rumex acutus latifolius* WAHLBERG, 1824, später als der Bastard von *Rumex aquaticus* und *Rumex Hydrolapathum* erkannt worden.

6. *Rumex conspersus* HARTMAN, 1843, der später als der Bastard von *Rumex aquaticus* und *Rumex crispus* erkannt wurde.

7. *Rumex Steinii* BECKER, 1828, der sich später als Bastard von *Rumex obtusifolius* und *Rumex paluster* herausstellte.

8. *Rumex propinquus* ARESCHOUG, 1840, der sich später als Bastard von *Rumex crispus* und *Rumex domesticus* herausstellte.

9. *Rumex domesticus latifolius* HARTMAN, 1843, der später als Bastard von *Rumex aquaticus* und *Rumex domesticus* erkannt wurde.

Der erste Bastard, der als solcher erkannt worden ist, ist nach HAUSSKNECHT [11] der *Rumex cristatus* WALLROTH. WALLROTH selbst kam 1840 auf den Gedanken, dass er es mit einem Bastard von *Rumex crispus* und *Rumex obtusifolius* zu tun habe. ASCHERSON und GRÄBNER [1] geben jedoch an (l.c. pag. 742), dass derselbe Bastard schon 1828 von G. F. W. MEYER in seiner Flora Hannoverana als *Rumex crispo-obtusifolius* erwähnt wurde.

Es hat keinen Zweck hier zu verfolgen, wie seitdem immer mehr *Rumex*-Bastarde erkannt und beschrieben wurden. Dies geschah nicht nur nach dem Vorbilde von MEYER und WALLROTH, nein, verschiedene



gab er ein Verzeichnis von 22 von ihm in Thüringen beobachteten Bastarden [11], von welchen 17 heutzutage noch anerkannt werden, während 5 zu einem der andern 17 zurückgebracht werden müssen. Seitdem sind noch viele Artbastarde beschrieben worden. Eine Uebersicht derselben gibt Fig. I, auf welcher die Arten, von welchen bisher Bastarde beobachtet wurden, auf einem Kreis ausgesetzt sind, während je zwei Arten, die zusammen einen Bastard erzeugt haben, durch eine Linie verbunden worden sind. Bei der Linie findet sich der Name des gemeinten Bastardes.

### § 3. ÜBER DAS INTERMEDIÄRE DER BASTARDE UND ÜBER IHRE STERILITÄT

Jetzt müssen wir zunächst sehen, was über die allgemeinen Eigenschaften der Bastarde bekannt ist.

Ich sagte schon, dass sie dadurch zu erkennen seien, dass sie bezüglich ihrer Eigenschaften zwischen zwei scharf getrennten Arten die Mitte hielten, ausser dass sie in hohem Grade steril wären. Dies ist schon lange bekannt und ich will also an erster Stelle darauf hinweisen, was zwei hervorragende *Rumex*-Kenner hierüber gesagt haben, näml. HAUSSKNECHT [11] und MURBECK [18, p. 205—207]. Ebenso lesenswert ist dasjenige, was unabhängig von andern Forschern hierüber von DE BRUYN [2, p. 269—273] mitgeteilt wird.

Was diese Forscher mitteilen, ist jedoch nicht vollständig und ich will darum an erster Stelle eine vollständigere Uebersicht der Eigentümlichkeiten geben, welche sich bei den *Rumex*-Bastarden darbieten.

Von der Sterilität der Bastarde bemerken wir nichts vor der Blüte. Die meisten Bastarde sind bis zur Blüte mehr oder weniger deutlich intermediär zwischen den Stammarten und zeigen weiter nichts besonderes. Wenn jedoch die Blüte einige Tage gedauert hat, bemerken wir die erste Abweichung. Bei den gewöhnlichen *Rumices* sehen wir immer, dass die Rispenäste regelmässig von unten nach oben ausblühen und dass die Blütenknäuel ebenso regelmässig und überdies reichlich und bald Früchte bilden. Wenn schliesslich die oberen Blütenknäuel blühen, tragen die unteren bereits weit entwickelte, fruchtttragende Perigone und zwischen diesen und den eben blühenden Blüten bilden die dazwischenliegenden eine regelmässige Reihe von Uebergängen. Noch später bekommt man meistens einen reich entwickelten, schweren

Fruchtstand. Wenn die fruchttragenden Perigone trocken werden, werden die eingeschlossenen Früchte hart, und wenn man dann die fruchttragenden Perigone zwischen Finger und Daumen presst, fühlt man deutlich die harten, scharfen Kanten der Früchte.

Ganz anders verhalten sich die Artbastarde. Auch bei diesen blühen die Rispenäste regelmässig von unten nach oben aus, die Fruchtbildung folgt aber nicht bald und regelmässig der Blüte. Manchmal blüht die Rispe schon ganz oder zum grössten Teil, wenn auch die untersten Blütenknäuel noch zum Teil blühen, und nur hier und da ein Anfang von weiterer Perigonentwicklung zu erblicken ist. Schliesslich beginnen in jedem Blütenknäuel die Perigone sich weiter zu entwickeln, jedoch bloss hier und da entwickelt sich ein Perigon vollständig und trägt schliesslich eine gute Frucht. Die andren Perigone entwickeln sich früher oder später nicht weiter, und wenn sich auch in den obersten Blütenknäueln hier und da Perigone weiter entwickelt haben, hört die ganze Entwicklung auf. Wenn später neben den wenigen vollständig entwickelten Perigonem viele sich zu drei Viertel entwickelt haben, macht die Rispe schliesslich einen gefüllten Eindruck. Presst man jedoch einen Blütenknäuel zwischen Finger und Daumen, so fühlt man nichts von den scharfen Kanten der Früchte und nur die runden Schwielen leisten höchstens einigen Widerstand. Trocknet man die reifen Rispen des Bastardes und die seiner Stammarten neben einander für das Herbar, so wird der Bastard auch viel mehr plattgedrückt als seine Stammeltern, was bei gut gepressten Pflanzen oft schon auf den ersten Anblick zu bemerken ist.

Gewöhnlich fehlt jedoch das volle Aeussere gänzlich und bemerkt man sofort, dass die weitaus meisten Perigone eines Blütenknäuels noch nicht halb entwickelt sind.

Wartet man noch länger, so fangen die Perigone an abzufallen; erst die am wenigsten entwickelten, dann die weiter entwickelten, und die vollständig entwickelten Perigone bleiben schliesslich übrig. Auch in diesem Stadium sind die Bastarde gut zu erkennen, sogar wenn keine sekundären Wachstumserscheinungen, die eine Folge der Sterilität sind, auftreten.

MURBECK (l.c. p. 206) erwähnt, dass auch blühende Bastardpflanzen leicht als Bastarde zu erkennen sind, wenn man sich die Mühe geben will, sich den Pollen unter dem Mikroskop anzusehen. Ich habe mehrmals die Probe gemacht bei Pflanzen, von deren Bastardnatur ich übri-



gens überzeugt war, und ich habe stets bestätigt gefunden, was MURBECK hierüber mitteilt. Bei den Stammarten ist der Pollen fast ganz gut, mit nur hier und da einigen abortierten Körnern, während bei den Bastarden der Pollen fast ganz leer ist, mit nur hier und da einigen guten Körnern.

Es darf nicht verschwiegen werden, dass nicht alle *Rumex*-Bastarde rein intermediär sind zwischen den Stammarten. Die wichtigste Ausnahme bilden die *aquaticus*- und die *Hydrolapathum*-Bastarde.

Die *aquaticus*-Bastarde sehen dem *Rumex aquaticus* immer viel ähnlicher als der andern Art und sehen dadurch auch einander sehr ähnlich. Bei den *Hydrolapathum*-Bastarden ist dies noch in viel höherem Grade der Fall. Alle *Hydrolapathum*-Bastarde sehen einander ähnlich und ähneln auch so sehr dem *Rumex Hydrolapathum*, dass sie nur mit Mühe von ihm zu unterscheiden sind, wenn man nicht an erster Stelle die Sterilität berücksichtigt.

Im Zusammenhang hiermit ist es auffallend, dass *Rumex maximus*, der Bastard von *Rumex aquaticus* und *Hydrolapathum*, fast die Mitte hält zwischen den Stammarten, jedoch dem *Rumex Hydrolapathum* etwas näher steht als dem *Rumex aquaticus*. Dies ist es gerade, was man nach dem obigen erwarten sollte.

Auch muss ich ausdrücklich erwähnen, dass nicht alle Bastarde gleich steril sind. Es gibt welche, an denen man fast nie eine Frucht findet; andere tragen fast ohne Ausnahme sehr wenige Früchte; auch gibt es Bastarde, die noch so viele Früchte hervorbringen, dass man ohne Mühe zahlreiche Nachkommen erhalten kann.

Höchst steril sind alle *maritimus*-Bastarde. Die meisten Früchte bringt *Rumex maximus* hervor. Wenn man die Stengel dieses Bastardes stehen lässt, bis alle sterilen Perigone abgefallen sind, so kann man von einer Pflanze noch einige Handvoll fertiler Perigone ernten.

#### § 4. ÜBER DIE SEKUNDÄREN WACHSTUMSERSCHEINUNGEN

Ueber die Wachstumserscheinungen, die eine Folge der Sterilität sind, haben die verschiedenen Forscher noch fast nichts mitgeteilt.

DE BRUYN (l.c. p. 273) betrachtet die grössere Höhe einiger Bastarde, z. B. des *Rumex maximus* (*R. aquaticus*  $\times$  *Hydrolapathum*) und des *Rumex acutus* (*R. crispus*  $\times$  *obtusifolius*), als eine sekundäre Wachstumserscheinung. Er meint, dass die Nahrung, die bei den Stammarten

für die Fruchtbildung verbraucht wird, beim Bastard für die grössere Entwicklung der Stengel und der Blütenstände gebraucht wird. Es ist jedoch ersichtlich, dass dies unrichtig ist. Die genannten Bastarde zeigen die grössere Höhe schon, bevor die ersten Blütenknospen sich öffnen und von geringerem Nahrungsverbrauch bei der Fruchtbildung ist dann noch nicht die Rede.

Auch HAUSSKNECHT [11] sagt etwas über die sekundären Wachstumserscheinungen: „Ihre ungemein lange Blütezeit“ sagt er, „macht namentlich im Spätsommer die Bastarde leicht kenntlich, denn während die Stengel der Arten ihrer Samen längst beraubt nackt dastehen, treiben die der Bastarde bis in den Spätherbst hinein meist in der untern Stengelhälfte unverdrossen neue blühende Zweige hervor. Bei einiger Uebung erkennt man die Bastarde meist schon von weitem durch die üppige Entwicklung der vegetativen Teile, durch die meist die ganze Vegetationszeit vorhandenen Grundblätter, sowie durch das gleichsam magere Aussehen der Scheintrauben, welche beim Hineinfassen das Gefühl der Leere hervorbringen.“

Schliesslich erwähnt auch RECHINGER etwas über die sekundären Wachstumserscheinungen in einer neuerdings erschienenen Mitteilung [21]. Auf Seite 155 sagt er bei *Rumex conspersus* (*R. aquaticus* × *crispus*):

„Es ist hinlänglich bekannt (zuerst durch HAUSSKNECHT) dass hybride *Rumices*, nachdem sie einmal Früchte gereift haben, nochmals in derselben Vegetationsperiode aus den Wurzeln Sprosse bilden, blühen, Basalblätter und Früchte erzeugen. Heuer nun beobachtete ich besonders an dieser Hybride, wohl bedingt durch den feuchten Sommer, die Entwicklung von grossen Axillarknospen am Stengel. Aus diesem entspringt ein Blattbüschel, das öfter auch innerhalb des Fruchtstandes seinen Ursprung nimmt und dann einen Seitenast desselben neben sich hat.

— — — — —  
Doch will ich nicht verschweigen, dass ich auch, wenn auch seltener, bei sicher nicht hybriden *Rumices* solche Adventivknospen gesehen habe, und zwar an *R. crispus*. Stets war aber dann die relative Höhe des Grundwassers, nach meiner Beobachtung, das zu ihrer Entwicklung notwendige Agens.“

Die Bemerkungen HAUSSKNECHTS und RECHINGERS gelten zum Teil nur für einen Teil der *Rumex*-Bastarde. Ich will darum eine ausführli-

chere Auseinandersetzung der sekundären Wachstumserscheinungen geben.

\* \* \*

Bei vielen, vielleicht bei den meisten Bastarden, beginnen sich nach dem Vertrocknen der abortierten Fruchtrispfen aus den Achseln der Blätter, die sich am untern Teil des Stengels befinden, neue Zweige zu entwickeln. Diese neuen Zweige stehen bald allein, bald in Bündeln. Sie bilden Blütenstände, deren Blüten meistens noch weniger fruchtbar sind als die der ersten Blütenrispen, vielleicht weil die Stammarten ihren guten Pollen nicht mehr auf die Narben werfen. Denn die Stammarten sind meistens nach der Fruchtbildung so erschöpft, dass sie wenigstens einige Zeit warten, bevor sie neue Stengel zur Entwicklung bringen. Die Bastarde bilden oft auch aus ihrem Wurzelhals neue Bündel von Wurzelblättern und mitunter auch neue Stengel. Die neugebildeten Wurzelblätter sind oft zugleich mit den alten, trocknen Rispen vorhanden und erleichtern dann oft die Bestimmung.

Allgemeine Regeln sind jedoch für die Entwicklung neuer Stengel nicht zu geben. Die Fruchtbarkeit und die Feuchtigkeit des Bodens scheinen diese Erscheinungen nicht unwesentlich zu beeinflussen. Auch darf man nicht sagen, dass bei den reinen Arten die sekundären Wachstumserscheinungen ganz fehlen. Unregelmässige Bildung von Seitenzweigen am untern Stengelteil beobachtete ich bei *Rumex stenophyllus*. Bildung von neuen Wurzelblättern und neuen, anders verzweigten Stengeln ist etwas ganz Gewöhnliches bei *Rumex obtusifolius*.

Eine interessantere Erscheinung beobachtet man bei einigen *maritimus*-Bastarden, näml. bei *Rumex limosus* (*R. conglomeratus*  $\times$  *maritimus*), *Rumex stenophylloides* (*R. maritimus*  $\times$  *stenophyllus*), *Rumex Didericae* (*R. maritimus*  $\times$  *obovatus*) und *Rumex Kloosii* (*R. dentatus*  $\times$  *maritimus*) [7]. Ich meine hier die Tatsache, dass die Blütentrauben dieser Bastarde an ihrer Spitze viel länger weiterwachsen als die der Stammarten. Die Folge hiervon ist, dass zwar anfangs die Trauben des Bastardes betreffs ihrer Eigenschaften die Mitte halten zwischen denen der Stammarten, später jedoch viel länger und schlaffer werden, und schliesslich umfallen und sich wieder aufrichten. Dazu kommt dann noch die Entwicklung vieler neuen Seitenzweige im untern Stengelteil, so dass die Pflanze in einen Busch langer, aufstehender, scheinbar unverästelter, oder umgefallener, hin und her gekrümmter Trauben verwandelt wird.

Ich halte es für wahrscheinlich, dass wir es hier zu tun haben mit einer latenten Eigenschaft des *Rumex maritimus*, die bei dieser Art nicht zur Entfaltung kommt, weil bei der Fruchtbildung sehr viel Nahrung verbraucht wird, so dass die Trauben bald an ihrer Spitze nicht mehr weiterwachsen können. Bei den Bastarden bleibt diese Nahrung verfügbar für das Weiterwachsen der Trauben.

Ich werde in dieser Auffassung bestärkt durch den Umstand, dass die Zweige des *Rumex dentatus* auf magerem Boden ein beschränktes Längenwachstum zeigen, auf fruchtbarem Boden jedoch längere Zeit weiterwachsen. Der sterile Bastard von *Rumex dentatus* und *Rumex obovatus* (*Rumex Thellungi*) [7] hat immer Zweige, die an ihrer Spitze sehr lange weiterwachsen, viel länger als die des *Rumex dentatus*.

#### § 5. ÜBER DIE WEITEREN EIGENSCHAFTEN DER BASTARDE, DIE BEI DEN STAMMARTEN NICHT VORKOMMEN

Von der Sterilität und den sekundären Wachstumserscheinungen abgesehen stehen alle mir bekannten *Rumex*-Bastarde, was ihre Eigenschaften betrifft, so ziemlich in der Mitte zwischen den Stammarten. Von den meisten kann man kaum sagen, welcher von den beiden Stammarten sie am meisten ähnlich sehen. Man kann beinahe vorher schon sagen, wie ein unbekannter Bastard ungefähr aussehen muss. Schon erwähnte ich am Ende des 3. Paragraphen, dass die *aquaticus*-Bastarde mehr dem *Rumex aquaticus*, die *Hydropathum*-Bastarde mehr dem *Rumex Hydrolapathum* ähnlich sähen.

In einigen Fällen zeigen jedoch die Bastarde noch einige weniger auffallende Merkmale, die sich bei den Stammarten nicht finden, und es ist dann nicht immer leicht, hierfür eine Erklärung zu finden.

An erster Stelle sind *Rumex maximus* (*R. aquaticus* × *Hydrolapathum*) und *Rumex acutus* (*R. crispus* × *obtusifolius*) höher als die beiden Stammarten. Meines Erachtens lässt sich hierfür folgende Erklärung geben.

Genannte Bastarde sind beide eine Kreuzung einer groben und einer schlanken Art. *Rumex acutus* hat vom *Rumex obtusifolius* das breite, schwere, lebenskräftige Wurzelsystem geerbt, vom *Rumex crispus* hingegen das schlanke Aeussere. *Rumex crispus* ist meistens nicht hoch, auf sehr fruchtbarem Boden jedoch wohl. In meinem Garten ist *Rumex crispus* nicht selten 1.75 m hoch. *Rumex crispus* hat jedoch, im

Vergleich zum *Rumex obtusifolius*, ein schwaches Wurzelsystem und wird dadurch auf ziemlich magerem Boden seinen Stengeln nicht die Menge Nahrung zuführen können, die für eine derartige Entwicklung nötig ist. Wird jedoch *Rumex crispus* gekreuzt mit *Rumex obtusifolius*, so hat der Bastard das starke Wurzelsystem des *Rumex obtusifolius* und kann hierauf die Schlankheit der Stengel des *Rumex crispus* zur vollen Entfaltung bringen. In meinem Garten, auf sehr fruchtbarem Boden, konnte ich feststellen, dass *Rumex acutus* zwar viel breiter war als *Rumex crispus*, jedoch nicht höher.

Dieselbe Erklärung gilt für *Rumex maximus*, denn *Rumex Hydrolapathum* ist grob und breit, *Rumex aquaticus* dagegen feiner und schlanker. Dazu kommt für die Ufer der grossen Flüsse Hollands, und vielleicht auch für andere Gegenden, noch ein Umstand. *Rumex aquaticus* wird in die Niederlande durch das Wasser des Rheines eingeführt. Er wächst dadurch nur an einzelnen Stellen an den grossen Flüssen, die fortwährend für das Rheinwasser erreichbar sind. Das ist jedoch nicht der natürliche Standort des *Rumex aquaticus*. Der *Rumex aquaticus*, der in den Niederlanden gefunden wird, stammt vom Hügellande und vom niedrigeren Berglande, das zum Stromgebiet des Rheines gehört. Er wächst dort zwar an Bächen und Flüssen, jedoch mehr auf steinigem Boden und nicht im fetten Lehm der Flussufer. Dieser Boden scheint für *Rumex aquaticus* nicht günstig zu sein, und man findet dort diese Art auch nur in kleinen Exemplaren. In meinem Garten, auf trocknerem Boden, erhielt ich Pflanzen von ungefähr 2 m Höhe und diese standen dem *Rumex maximus* an Höhe kaum nach. Wenn nun *Rumex aquaticus*, der an unsern Flussufern nicht heimisch ist, und von Natur eine schmale, schlanke Art ist, gekreuzt wird mit *Rumex Hydrolapathum*, welcher grob ist und gerne im Wasser wächst, so entsteht ein Bastard, der das Wasser ebenso gut vertragen kann wie *Rumex Hydrolapathum* und nun die Schlankheit der andern Stammart zur vollen Entfaltung bringen kann.

Eine Eigenschaft, die ich bei zwei Bastarden, jedoch nicht bei den Stammarten antraf, ist folgende. *Rumex Sagorskii* (*R. crispus* × *sanguineus*) und *Rumex Schulzei* (*R. conglomeratus* × *crispus*) haben meistens kleine Zähnnchen an den Fruchtklappen, während diese bei den Stammarten fast immer fehlen. Hierfür gebe ich folgende Erklärung.

*Rumex conglomeratus* und *Rumex sanguineus* gehören zu einer Artengruppe, bei welcher die Fruchtklappen in der Regel ungezähnt sind,

denn die nächsten Verwandten sind *Rumex obtusifolius*, *Rumex nepalensis*, *Rumex pulcher* u.s.w. In dieser Artengruppe scheint die Entwicklung der Perigonzähne zum Teil von der Grösse der Fruchtklappen abhängig zu sein, denn bei derselben Art, sogar bei demselben Exemplar bemerken wir, dass die kleineren Perigone verhältnismässig kürzer gezähnt sind als die grösseren. Nun haben *Rumex Sagorskii* und *Rumex Schulzei* viel grössere Perigone als *Rumex sanguineus* und *Rumex conglomeratus*. Es ist also denkbar, dass eine schwache Zahnung, die in *Rumex sanguineus* und *Rumex conglomeratus* durch die Kleinheit der Blüten unterdrückt wird, in *Rumex Sagorskii* und *Rumex Schulzei* zum Ausdruck kommt.

Von geringerer Bedeutung und leicht zu erklären scheint mir die Tatsache, dass *Rumex acutus* im allgemeinen viel röter ist als seine Stammarten. Meiner Meinung nach hat dies folgende Ursache. *Rumex obtusifolius* hat in vielen Gegenden, auch in Holland, meistens rote Fruchtklappen, *Rumex crispus* hingegen rote Schwielen und Stengel. Beide Eigenschaften sind, wie rote Farbe überhaupt, beim Bastard dominant. Dieser hat also oft rote Stengel, rote Fruchtklappen und rote Schwielen und macht dadurch einen viel röteren Eindruck als seine Stammarten.

Eine Eigentümlichkeit, die beinahe selbstverständlich ist, die ich jedoch nicht mit Stillschweigen übergehen will, ist, dass einige Bastarde von zwei Arten eine Aehnlichkeit zeigen mit einer dritten Art. Der Bastard von *Rumex crispus* und *Rumex obtusifolius* erinnert durch seine Fruchtklappen an *Rumex stenophyllus*. Auch der Bastard von *Rumex crispus* und *Rumex paluster* erinnert durch seine Fruchtklappen an *Rumex stenophyllus*, jedoch wieder in anderer Weise. Der Bastard von *Rumex conglomeratus* und *Rumex crispus* erinnert in der Tracht an *Rumex sanguineus*. In einer so polymorphen Gattung wie *Rumex* ist es kein Wunder, dass gewisse Arten hinsichtlich einiger Merkmale die Mitte halten zwischen zwei andren Arten, und also einige Aehnlichkeit zeigen mit dem Bastard dieser zwei Arten. Der Anfänger kann sich jedoch hierdurch irreführen lassen und glauben, hier lägen Tripelbastarde vor.

\* \* \*

Eine grössere Gewissheit, dass die von Floristen unterschiedenen Bastarde wirklich Bastarde sind, können wir nur durch Kulturversuche erlangen; u.a. dadurch,

- 1° dass wir bei Aussaat reiner Arten spontane Artbastarde auftreten sehen.
- 2° dass bei Aussaat der sogenannten Bastarde Erscheinungen auftreten, die ganz von den Erscheinungen, welche wir bei Aussaat von Arten zu sehen pflegen, abweichen, und die typisch sind für Bastarde insbesondere.

Soviel ich weiss, sind derartige Versuche noch nicht angestellt worden und darum will ich in den folgenden Abschnitten die wenigen Versuche erwähnen, die ich angestellt habe.

## II. ABSCHNITT. BASTARDE, BEIM AUSSÄEN VON ARTEN ERHALTEN

### § 1. RUMEX PROPINQUUS (R. CRISPUS $\times$ DOMESTICUS) UND RUMEX HYBRIDUS (R. DOMESTICUS $\times$ OBTUSIFOLIUS)

Im April 1913 säte ich Früchte einer Pflanze von *Rumex domesticus*, welche HENRARD bei Amsterdam adventiv gefunden hatte. Es war mir nur darum zu tun, diese Art in lebendem Zustande kennen zu lernen und darum säte ich eine grosse Menge fruchttragender Perigone in einer Kiste mit Gartenerde. An den jungen Pflanzen bemerkte ich, wie ungleich schnell sie wuchsen und dass es welche gab mit breiteren, tiefer herzförmigen Blättern.

Im Jahre 1914 hatte ich nur wenig Boden zur Verfügung und ich konnte dadurch nur 5 Wurzeln auspflanzen. Um zu erfahren, was die Ursache der Unterschiede sei, die ich 1913 zwischen den jungen Pflanzen bemerkt hatte, wählte ich aus den Wurzeln 2 von den grössten und 3 von den kleinsten aus. Bald bildeten sich Wurzelblätter und zeigte es sich, dass die 2 grösseren Pflanzen schneller wuchsen als die 3 kleineren, so dass die 2 grösseren bald die 3 kleineren unter ihren Blättern verbargen. Auch stellte sich heraus, dass die 3 kleineren Rosetten als echter *Rumex domesticus* aussahen; von den 2 grösseren hatte die eine schmalere und krausere Blätter, die andere breitere, weniger krause, tiefer herzförmige Blätter.

Die Pflanze mit den breiteren, tiefer herzförmigen Blättern fing an immer grössere Aehnlichkeit mit *Rumex obtusifolius* zu zeigen, so dass ich, als die Pflanzen einen Stengel zu bilden anfangen, beinahe fürchtete, dass Samen von *Rumex obtusifolius* zwischen die des *Rumex domes-*

*ticus* geraten wären. Die Aehnlichkeit mit *Rumex acutus* entging mir jedoch nicht und darum hatte ich einige Hoffnung, dass ich es mit einem Bastard von *Rumex domesticus* und *obtusifolius* zu tun hatte. Die Pflanze musste dann völlig oder fast steril sein und die wenigen gut entwickelten Perigone mussten ungefähr die Form derjenigen des *Rumex acutus* haben. Als die Pflanze einige Zeit blühte, zeigte sie sich wirklich in hohem Grade steril, und als die Rispen völlig entwickelt waren, zeigte die Pflanze eine sehr grosse Aehnlichkeit mit *Rumex acutus*. Die Perigone waren, wie auf Grund der Eigenschaften des *Rumex domesticus* zu erwarten war, ein wenig grösser, die Blätter waren ein wenig breiter und weniger kraus als beim *Rumex acutus*. Ja, es war sogar deutlich zu sehen, dass die Vaterart *Rumex obtusifolius agrestis* gewesen war, denn die Trauben waren dunkelrot überlaufen, die Perigone hatten nur eine Schwielle, die Fruchtklappen waren breit und deutlich gezähnt. Dies wunderte mich nicht, denn an der Stelle, wo HENRARD die Pflanze von *Rumex domesticus* gefunden hatte, kommt *Rumex obtusifolius agrestis* sehr viel vor.

Indessen hatte auch die zweite grosse Pflanze einen Stengel getrieben. Die Aehnlichkeit mit *Rumex crispus* war von Anfang an auffallend gewesen und die Unterschiede mit den 3 kleinen, stengellosen Pflanzen waren mir nicht entgangen; ich erwartete jedoch nicht anders, als dass die zweite grosse Pflanze *Rumex domesticus* wäre. Als jedoch auch diese Pflanze zu blühen anfang, stellte sie sich ebenfalls als steril heraus. Und als die Perigone später zum grössten Teil nur halbwegs, zu einem kleineren Teil sich völlig zu entwickeln anfangen, traten Eigenschaften hervor, die mir bewiesen, dass es ein Bastard von *Rumex domesticus* und *Rumex crispus* war. Die Perigone waren weniger häutig als beim *Rumex domesticus* und brachten 3 Schwielen zur Entwicklung. Dieses Ergebnis erklärte zugleich alle Unterschiede mit den 3 kleinen Pflanzen, die ich schon früher bemerkt hatte.

Im Jahre 1915 pflanzte ich die 3 kleinen Pflanzen aus und zwei haben dieses Jahr Frucht getragen und stellten sich als gewöhnlicher *Rumex domesticus* heraus.

Die zwei Bastardpflanzen haben 1915, 1916 und 1917 nochmals geblüht. Zweige des *obtusifolius*-Bastardes befinden sich in meinem Herbar unter den Nummern 2546, 2547, 2548, 2722 und 2723. Zweige des *crispus*-Bastardes liegen unter den Nummern 2543, 2544, 2545 und 3244.



Dass beim obenerwähnten Aussaatversuch kein Irrtum vorgelegen haben kann ist aus einem Aussaatversuch HENRARDS ersichtlich. 1913 säte er selbst eine grosse Menge Früchte und 1914 pflanzte er eine grosse Anzahl junger Pflanzen aus. Unter seinen Pflanzen waren zwei *obtusifolius*-Bastarde und zwei *crispus*-Bastarde, die völlig mit den meinen übereinstimmten.

## § 2. RUMEX ACUTUS (R. CRISPUS × OBTUSIFOLIUS)

Im Jahre 1913 sammelte ich in einem Sumpf bei Driebergen, unweit Utrecht, eine Pflanze des *Rumex crispus*, die in einigen unbedeutenden Merkmalen vom gewöhnlichen holländischen *Rumex crispus* abwich (Nummer 881 meines Herbars) [5, pag. 186, IV]. Im Frühjahr 1914 säte ich eine Anzahl Früchte dieser Pflanze aus. Als die Pflanzen dieser Aussaat einige Monate alt waren, stellte sich heraus, dass eine derselben mehr dem *Rumex obtusifolius* als dem *Rumex crispus* ähnlich war. Meiner Erfahrungen mit *Rumex domesticus* eingedenk vermutete ich, dass ich es mit einem Bastard von *Rumex crispus* und *Rumex obtusifolius*, also mit einem *Rumex acutus* zu tun hatte, welcher Bastard in Holland gemein ist und mir schon damals gut bekannt war. Im Jahre 1915 pflanzte ich diese Pflanze gesondert aus. Sie trieb einen Stengel und stellte sich in jeder Hinsicht als ein echter *Rumex acutus pratensis*, also als ein Bastard von *Rumex crispus* mit *Rumex obtusifolius agrestis* heraus. Die Pflanze hat 1916 und 1917 nochmals geblüht. Zweige dieser Pflanze befinden sich in meinem Herbar unter den Nummern 3258, 4020, 4021, 4022.

\* \* \*

Im Jahre 1914 sammelte ich einen einigermaßen abweichenden, wahrscheinlich adventiven *Rumex crispus* am Cruquiusweg bei Amsterdam (Nummer 2529 meines Herbars) [5, pag. 101, XIIIa]. Von dieser Pflanze säte ich im Frühjahr 1920 eine grosse Menge Früchte. Ich erhielt viele Keimpflanzen, von welchen ich 25 sich zu Rosetten entwickeln liess. Bald stellte es sich heraus, dass einige Pflanzen durch breitere, tiefer herzförmige, weniger krause Blätter abwichen. Da ich 1920 das Auftreten von Bastarden in meinen Aussaaten schon längst kannte und *Rumex obtusifolius* bei uns der gemeinste *Lapathum* ist,

vermutete ich sogleich, dass ich es mit einem *Rumex acutus* zu tun hatte. Je grösser die Pflanzen wurden, umso deutlicher wurden die Unterschiede und schliesslich stellten sich 4 von den 25 Pflanzen als Bastarde heraus. Diese 4 Bastardpflanzen haben 1921 alle geblüht und haben sich als echter, fast völlig steriler *Rumex acutus* erwiesen. Eine der Pflanzen war ganz krank [7, pag. 301], eine war zur Hälfte krank. Von den 2 gesunden und von der halb kranken Pflanze liegen Zweige in meinem Herbar unter den Nummern 4123, 4124, 4125.

Im Herbst 1921 habe ich die Pflanzen weggeworfen.

\* \* \*

Wie leicht *Rumex crispus* von *Rumex obtusifolius* bestäubt wird, zeigt sich daraus, dass nochmals in einer kleinen Aussaat von 16 Pflanzen, die ich 1923 hatte, und die von einer Pflanze, welche ich 1922 bei Haarlem zwischen *Rumex obtusifolius* antraf, herstammte, sich wieder ein *Rumex acutus* vorfand.

### § 3. RUMEX SCHREBERI (R. CRISPUS × HYDROLAPATHUM)

Diesen Bastard habe ich nicht selbst durch Aussaat erhalten, sondern Herr J. TH. HENRARD im Haag. Schon früher berichtete ich über diesen Kulturversuch [3] und ich erlaube mir, diesen Bericht hier noch einmal wiederzugeben.

Im Jahre 1913 fand HENRARD bei Gorinchem eine Pflanze von *Rumex Hydrolapathum* zwischen sehr viel *Rumex crispus* und erkannte, dass die Pflanze von *Rumex Hydrolapathum*, doch gewiss wohl zum Teil von *Rumex crispus* bestäubt sein musste. Er sammelte fruchttragende Perigone dieser Pflanze und säte sie 1914 aus. Da er keine Gelegenheit hatte die jungen Pflanzen alle auszupflanzen, zog er jedesmal die grössten Pflanzen, die ihm keine Bastarde zu sein schienen, aus, und schliesslich behielt er ungefähr 12 Pflanzen übrig, die krause Blätter hatten, und die er darum für den gesuchten Bastard hielt. Später bemerkte HENRARD, dass *Rumex Hydrolapathum* auch krause Blätter haben kann, und da die erhaltenen Pflanzen dem *Rumex Hydrolapathum* ähnlich sahen, hielt er es für wahrscheinlich, dass der Versuch misslungen war. Er pflanzte nur 2 Pflanzen aus und warf die andern weg. Von diesen 2 Pflanzen starb die eine und die andere pflanzte HENRARD 1915

in seinem Garten im Haag, nach welcher Stadt er übergesiedelt war. Im Sommer 1915 bildete die Pflanze eine grosse Rosette, die sehr deutlich Eigenschaften des *Rumex crispus* zeigte; 1916 bildete die Pflanze einen Stengel und bald nach Anfang des Blühens stellte sich heraus, dass die Pflanze steril war. Als die Rispen ausgeblüht waren, hatte die Pflanze das typische Aeussere eines Bastardes. Die Form der Perigone, die Tracht und die Form und Krausheit der Blätter zeigten deutlich, dass es wirklich ein Bastard von *Rumex Hydrolapathum* und *Rumex crispus* war. Auch traten nach der Blüte sekundäre Wachstumserscheinungen auf: aus dem untern Teil des Stengels und aus der Rosette bildete die Pflanze fortwährend neue Stengel und das Blühen dauerte bis zum August.

Getrocknete Stengel dieser Pflanze finden sich in meinem Herbar unter der Nummer 3245.

#### § 4. RUMEX INTERCEDENS (R. CRISPUS × STENOPHYLLUS)

Als 1912 bekannt wurde, dass *Rumex stenophyllus* in den Niederlanden einige Male adventiv gefunden worden sei, und man darüber im Zweifel war, ob es nicht eine Form des *Rumex acutus*, des Bastardes vom *Rumex crispus* und *Rumex obtusifolius* sei, beabsichtigte ich sofort, durch Aussaat zu beweisen, dass wir es hier mit einer fertilen Art zu tun hätten. Die Herren JANSEN und WACHTER erlaubten mir gütigst von einer Pflanze ihres Herbars (Nummer 6142) eine Anzahl Früchte zu nehmen und im Frühjahr 1913 säte ich ungefähr 35 von diesen Früchten aus. Es keimten viele und zu meinem Erstaunen fingen einigen von den kleinsten Pflanzen schon im Juli an einen Stengel zu treiben, eine Erscheinung, die ich unter den perennierenden *Lapatha* bisher nur beim *Rumex salicifolius* beobachtet hatte. Diese Pflanzen bildeten dünne, noch nicht 50 cm hohe Stengel mit einem sehr wenig verzweigten Blütenstand. Die meisten Pflanzen blieben jedoch stengellos. Von diesen Pflanzen pflanzte ich 1914 einige aus. Diese entwickelten alle mehr als  $1\frac{1}{2}$  m hohe Stengel mit schweren Fruchtständen. Von einer herabgesetzten Fertilität war gar nicht die Rede.

Letzterwähnte Pflanzen standen mitten in einer Menge von *Rumex crispus* und da ich versuchen wollte, reine Samen von *Rumex stenophyllus* zu erhalten, umhüllte ich eine Rispe mit einem grossen Pergaminbeutel, der, soviel ich wusste, luftdicht war. Diese umhüllte Rispe ent-

wickelte sich scheinbar normal; als ich jedoch bei gänzlicher Reifheit die Perigone untersuchte, zeigte sich, dass die meisten nur leere Früchte enthielten. Der Pergaminbeutel hatte also die Fruchtbildung sehr beeinträchtigt. Aus dem Folgenden wird sich jedoch zeigen, dass er die Fremdbestäubung nicht verhindert hatte.

Im Jahre 1920 säte ich eine sehr grosse Menge von den geernteten Perigonien aus. Ich erhielt nur 15 Keimpflanzen, die ich alle zu grossen Rosetten aufwachsen liess. Die Rosetten zeigten keine wesentlichen Unterschiede und als sie einander zu verdrängen begannen, warf ich 5 derselben weg. Die übrigen 10 Pflanzen bildeten alle schon denselben Sommer einen kräftigen Stengel und trugen bald reichlich Früchte. Eine Pflanze bildete eine Ausnahme; sie war steril wie ein Bastard. Bei näherer Betrachtung erwies sich, dass die Blätter dunkler grün, die Perigone weniger bezahnt waren. Soweit ich darüber urteilen konnte, war die Pflanze ein Bastard von *Rumex stenophyllus* und *Rumex crispus*.

Im Jahre 1921 hat diese Pflanze sich noch einmal sehr schön entwickelt und da zeigte sie alle Merkmale deutlicher, so dass ich nicht mehr daran zweifelte, dass ich es mit einem *Rumex intercedens* zu tun hatte.

Zweige dieser Pflanze finden sich in meinem Herbar unter den Nummern 4227, 4228 und 4229. Sie stimmen völlig überein mit den Zweigen von *Rumex intercedens*, die mir später vom Autor dieses Bastardes, Herrn Dr. KARL RECHINGER, aus Österreich zugesandt wurden.

#### § 5. RUMEX ABORTIVUS (R. CONGLOMERATUS × OBTUSIFOLIUS)

Im Jahre 1920 säte ich Früchte von *Rumex conglomeratus*, die von verschiedenen botanischen Gärten stammten, u.m. vom botanischen Garten in Grenoble. Von ungefähr 40 Keimpflanzen, die ich erhielt, liess ich 25 sich zu Rosetten entwickeln. Von diesen waren 24 echter *Rumex conglomeratus*, eine jedoch sah mehr dem *Rumex obtusifolius* ähnlich. Es war natürlich nicht unmöglich, dass Samen von *Rumex obtusifolius* zwischen die des *Rumex conglomeratus* geraten waren, denn die Samen aus botanischen Gärten sind oft sehr unrein. Es war jedoch auch möglich, dass ich einen Bastard erhalten hatte von *Rumex conglomeratus* und *obtusifolius*, denn dieser Bastard hat Wurzelblätter, die denen des *Rumex obtusifolius* sehr ähnlich sehen, nur sind sie bedeutend kleiner.

Genannter Bastard, *Rumex abortivus*, war mir bekannt und dadurch war leicht festzustellen, was hier der Fall war. Noch denselben Sommer konnte ich feststellen, dass die Rosette viel feiner war als die eines *Rumex obtusifolius*, und darum gab ich der Pflanze im nächsten Jahr grösseren Raum, damit sie sich ungehindert entwickeln könnte. Bis zur Entwicklung der Blütenrispen blieb die Pflanze einem kleinen *Rumex obtusifolius* ähnlich; als sie jedoch zu blühen anfang, zeigte sich bald die Sterilität und je weiter sie sich entwickelte, umso mehr trat die Aehnlichkeit mit *Rumex conglomeratus* hervor. Schliesslich ergab sich aus den zarten, weit ausstehenden, hoch beblätterten Zweigen und den Eigenschaften der wenigen gut entwickelten Perigone, dass ich es zu tun hatte mit einem gewöhnlichen *Rumex abortivus*, wie ich ihn schon einige Male zwischen den Eltern wildwachsend gefunden hatte.

Zweige dieser Pflanze finden sich in meinem Herbar unter der Nummer 4158.

#### § 6. RUMEX OGULINENSIS (R. OBTUSIFOLIUS × PULCHER)

Im Jahre 1920 hatte ich auch verschiedene Aussaaten von *Rumex pulcher*, die von verschiedenen botanischen Gärten stammten. Unter mehr hatte ich auch Früchte gesät aus dem botanischen Garten in Rouen. Von einer grossen Anzahl Keimpflanzen, die ich erhielt, liess ich 25 zu Rosetten aufwachsen. Eine von diesen Rosetten sah mehr einem *Rumex obtusifolius* als einem *Rumex pulcher* ähnlich. Der Bastard dieser zwei Arten war mir damals noch unbekannt; ich hielt es jedoch nicht für unwahrscheinlich, dass ich wirklich solch einen Bastard erhalten hatte aus *Rumex pulcher*, vor allem darum, weil die Pflanze für einen *Rumex obtusifolius* viel zu fein war.

Im Jahre 1921 pflanzte ich die Wurzel dieser Pflanze gesondert aus. Sie bildete erst eine Rosette und später mehrere Stengel, und je weiter die Stengel sich entwickelten, um so grösser wurde die Aehnlichkeit mit *Rumex pulcher*. Bald zeigte sich, dass die Pflanze in hohem Grade steril war und ihre Perigone sehr schwierig entwickelte. Als die Rispen ganz ausgewachsen waren, war die Tracht beinahe der des *Rumex pulcher* gleich. Die Perigone, die zur vollen Entwicklung gelangten, hielten betreffs ihrer Eigenschaften sehr schön die Mitte zwischen denen des *Rumex pulcher* und denen des *Rumex obtusifolius*. (Vgl. die Nummer 4231 und 4232 meines Herbars.)

Im Jahre 1922 fand ich bei Locarno in der Schweiz, wildwachsend zwischen den Stammarten, einen *Rumex ogulinensis*. Diese Pflanze wies die Merkmale des *Rumex pulcher* und des *Rumex obtusifolius* in derselben Weise auf, als die obenerwähnte Pflanze (Nummer 4320).

#### § 7. RUMEX KLOOSII (R. DENTATUS × MARITIMUS)

Diesen Bastard habe ich bisher nur einige Male durch Aussaat erhalten; er ist noch nicht wildwachsend gefunden worden. Schon früher erwähnte ich kurz seine Entstehungsweise [7] und ich will hierauf jetzt ausführlicher zurückkommen.

Im Jahre 1920 hatte ich eine Aussaat von *Rumex dentatus*, wovon 3 Keimpflanzen sich zu erwachsenen Pflanzen entwickelten. Diese Aussaat stand mitten zwischen andern *Rumices* und ganz in der Nähe eines grossen Beetes mit *Rumex maritimus*.

Im Jahre 1921 säte ich eine kleine Menge Früchte dieser Pflanzen aus, um diese Art fortwährend in Kultur zu halten, denn es ist sehr schwierig keimfähige Samen des *Rumex dentatus* zu bekommen. Ich pflanzte nur 8 Pflanzen aus in sehr jungem Zustande und beachtete sie nicht weiter. Als ich einige Zeit später meine Pflanzen aufsuchte, um zu sehen, wie es um die Fruchtbildung bestellt sei, bemerkte ich 2 abweichende Pflanzen, mit viel dichteren Trauben von kleineren Blüten. Bei näherer Betrachtung stellte sich heraus, dass die Perigone viel längere Zähne hatten als die des *Rumex dentatus* und dass sie alle völlig steril waren. Ich musste es hier zu tun haben mit einem *dentatus*-Bastard, und nur *Rumex maritimus* konnte die Vaterart sein. Wie ich oben bereits erwähnte entspricht dies völlig der Tatsache, dass die Mutterpflanzen in der Nähe eines Beetes mit *Rumex maritimus* gestanden hatten. (Vgl. Nummer 3991 meines Herbars.)

1922 hatte ich in meinem Garten gar keinen *Rumex dentatus*.

1923 säte ich eine grosse Menge der Früchte, aus welchen ich 1921 die 2 *maritimus*-Bastarde erhalten hatte. Ich wollte diesen Bastard noch einmal entstehen sehen, ich wollte ihn von Keimpflanze bis zu voller Reife sich entwickeln sehen, ich wollte wissen, ob tatsächlich ein Viertel der Früchte durch Bestäubung mit *Rumex maritimus* gebildet wäre und ich wollte mehr und besseres Material für mein Herbar sammeln. Ich bekam 141 Keimpflanzen, von denen nur eine starb. Ich liess die 140 Pflanzen sich völlig entwickeln. Von diesen Pflanzen zeigten 4

schon in sehr jungen Zustände *maritimus*-Eigenschaften. Sie hatten schmalere, einigermassen krause Blätter. Später bildeten sie zartere Stengel und schon bald nach Anfang des Blühens stellten sie sich als steril heraus; es bildete sich auch später keine einzige Frucht. Gegen Ende des Sommers wurde das Aeussere ganz abnorm. Die Zweige wuchsen an ihrer Spitze weiter, wurden lang und schlaff, fielen um und richteten sich mit den Spitzen wieder auf und bildeten schliesslich einen verwirrten Busch, der durch fortwährende Bildung neuer Seitestengel immer dichter wurde.

Von diesen 4 Bastardpflanzen finden sich Zweige in meinem Herbar unter den Nummern 4414, 4415, 4416, 4417 und 4418.

Auch von den 6 Pflanzen, die 1921 keine Bastarde, sondern reiner *Rumex dentatus* waren, säte ich 1923 Früchte. Diese Pflanzen hatten in nächster Nähe von *Rumex obovatus* und *Rumex maritimus* gestanden und es waren also Bastarde mit diesen zwei Arten zu erwarten. Ich erhielt 16 Keimpflanzen, die ich alle zu blühenden Pflanzen aufwachsen liess. Von diesen Pflanzen erwies sich eine als *maritimus*-Bastard und benahm sich ganz wie die obenerwähnten Bastarde. Es zeigte sich jedoch kein einziger *obovatus*-Bastard.

#### § 8. RUMEX DIDERICAE (R. MARITIMUS × OBOVATUS)

Die 6 Pflanzen von *Rumex dentatus* und die 2 Pflanzen von *Rumex Kloosii*, die ich 1921 hatte und die ich im vorigen Paragraphen erwähnte, standen zusammen auf einem Beete mit 15 Pflanzen von *Rumex maritimus* und 16 Pflanzen von *Rumex obovatus*. Die 39 Pflanzen standen so dicht neben einander, dass ihre Zweige durcheinander wuchsen. Als ich die 2 Pflanzen von *Rumex Kloosii* entdeckte, kam in mir das Verlangen auf, durch einen Versuch festzustellen, ob die 3 Arten, die vor mir standen, auch unter sich bastardierten. Vor allem wäre es mir lieb gewesen Bastarde des *Rumex obovatus* kennen zu lernen, da mir von dieser von mir beschriebenen Art [4] noch keine Bastarde bekannt waren. Dieser Versuch ist über alles Erwarten gelungen. Ich berichtete schon früher kurz hierüber [7] und will das Gesagte jetzt ausführlicher wiederholen.

Im Frühjahr 1922 säte ich eine grosse Menge Früchte von den genannten *Rumex obovatus* und *Rumex maritimus*.

Vom *Rumex maritimus* erhielt ich eine grosse Anzahl Keimpflanzen,

von denen ich 200 zu Rosetten aufwachsen liess. Unter diesen war keine einzige Pflanze, die ein Bastard mit einer andern Art sein konnte. Diese hätten sich von den andern durch viel breitere Blätter unterscheiden müssen. Von den 200 Rosetten warf ich erst 27, später noch 117 weg, so dass ich 56 übrig behielt. Von diesen trieben 55 einen Stengel und erwiesen sich als reiner *Rumex maritimus*.

Vom *Rumex obovatus* erhielt ich 173 Keimpflanzen, die ich alle sich zu Rosetten entwickeln liess. Schon als die jungen Pflanzen einige kleine Blätter entwickelt hatten, zeigte sich, dass eine derselben schmalere und gewellte Blätter hatte. Ich vermutete sogleich, dass ich es mit einem *maritimus*-Bastard zu tun hätte und wirklich entwickelte sich die Pflanze zu einer Blattrosette, die betreffs ihrer Eigenschaften sehr schön die Mitte hielt zwischen *Rumex obovatus* und *Rumex maritimus*. Die Blätter waren verkehrt-eiförmig, aber viel schmäler als beim *Rumex obovatus*, am Rande schwach gekräuselt und heller grün. Indessen zeigten sich noch 4 Pflanzen, welche dieselben Eigentümlichkeiten aufwiesen, sodass ich bald die Gewissheit hatte, dass von den 173 Pflanzen 5 *maritimus*-Bastarde waren.

In mehr als einer Hinsicht hielten die Bastarde nicht die Mitte zwischen den Stammarten, z.B. was die Zeit des Stengeltreibens betrifft. Die erste Bastardpflanze fing am 14. Juni an ihren Stengel zu treiben, die 2 folgenden am 18. Juni, die 2 letzten am 29. Juni. Die ersten Pflanzen des *Rumex obovatus* fingen an einen Stengel zu treiben am 8. Juli, die ersten des *Rumex obovatus* am 13. Juli. Ich kann dies nicht erklären.

Auch war bemerkenswert, dass die Bastardpflanzen von den untersten Stengelknoten an Blüten trugen. Dies war nicht der Fall bei den zu gleicher Zeit kultivierten *Rumex obovatus* und *Rumex maritimus*. Wohl trifft man dieselbe Erscheinung bei kleinen, früh Stengel treibenden Pflanzen von beiden Stammarten auf magerem Boden. Diese Abweichung steht also wohl im Zusammenhang mit der frühen Blütezeit.

Uebrigens zeigten die 5 Pflanzen keine Abweichungen, die nicht zu erklären gewesen wären. Im Anfang der Blütezeit erwiesen sie sich schon alle als steril. Eine Pflanze trocknete ich in jungem Zustand für mein Herbar (Nummer 4128), die anderen 4 habe ich weiter aufwachsen lassen. Die Merkmale der Perigone und der Blütentrauben waren so wie ich erwartet hatte. Später traten sekundäre Wachstumserscheinungen auf, die ich schon auf Seite 155 besprochen habe. Im unteren Teil der Stengel bildeten sich fortwährend neue Stengel und die Trauben



wuchsen lange Zeit an ihrer Spitze weiter, so dass schliesslich die Aehnlichkeit mit den Stammarten verloren ging.

Bei zwei von diesen Pflanzen trat schliesslich eine monströse Entwicklung einiger Stengelspitzen auf. Diese Stengelspitzen bildeten einen Knäuel kurzer Seitenästchen, die sehr dicht mit Perigonien besetzt waren, und von diesen Perigonien war ein Teil ganz abnorm gross, bis 1 cm lang, oft mit mehr als 3 Klappen, die Klappen oft mit mehreren Schwielen. Die Tendenz zum Weiterwachsen ist wahrscheinlich ein latentes Merkmal des *Rumex maritimus* (vgl. Seite 155), die Tendenz zur Fasziation der Stengelgipfel ein Merkmal des *Rumex obovatus*, obgleich es zu solchen Missbildungen beim *Rumex obovatus* nicht kommt; wahrscheinlich weil bei dieser Art die Stengelgipfel bald zu wachsen aufhören.

Zweige dieses Bastardes finden sich in meinem Herbar unter den Nummern 4126, 4127, 4129, 4130 und 4131.

#### § 9. RUMEX THELLUNGII (R. DENTATUS × OBOVATUS)

Die 5 *maritimus*-Bastarde, die ich im vorigen Paragraphen beschrieb, waren nicht die einzigen Bastarde, die sich in der *obovatus*-Aussaart von 173 Pflanzen zeigten.

Ich erwähnte bereits, dass der erste *maritimus*-Bastard schon am 14. Juni einen Stengel zu treiben begann, die erste *obovatus*-Pflanze am 8. Juli. Am 18. Juni begann auch eine Pflanze, die damals noch nicht von den *obovatus*-Pflanzen zu unterscheiden war, einen Stengel zu treiben, und am 28. Juni eine andre Pflanze. Das frühe Stengeltreiben brachte mich auf den Gedanken, dass diese Pflanzen *dentatus*-Bastarde seien. Am 29. Juni fingen eine dritte und eine vierte Pflanze an einen Stengel zu treiben und inzwischen war die Blüte der ersten Pflanze so weit fortgeschritten, dass ich die Gewissheit hatte, dass sie steril war, dass die Stengel feiner waren als beim *Rumex obovatus* und dass die unteren Stengelblätter mehr elliptisch waren. Später zeigten sich bei den anderen stengeltreibenden Pflanzen dieselben Abweichungen und ich wusste also, dass ich 4 *dentatus*-Bastarde hatte, dass diese jedoch im Rosettenstadium nicht vom *Rumex obovatus* zu unterscheiden waren.

Schon bevor die reinen *obovatus*-Pflanzen einen Stengel trieben, begannen die Rosetten einander zu verdrängen. Da warf ich 125 Pflanzen weg, die vom *Rumex obovatus* nicht zu unterscheiden waren und auch

noch keinen Stengel trieben. Es war natürlich möglich, dass bei denselben *dentatus*-Bastarde waren; da ich jedoch schon 4 solche Bastarde hatte, war das nicht schlimm. Dass es auch wirklich der Fall gewesen sein muss, stellte sich später heraus. Am 3. August verdrängten die übriggebliebenen Pflanzen einander wieder und musste ich nochmals 29 *obovatus*-Pflanzen fortwerfen. Von den 10 Pflanzen, die übrig blieben, stellte sich eine als *dentatus*-Bastard heraus. Hieraus war ersichtlich, wie leicht man den *Rumex obovatus* mit seinem *dentatus*-Bastard verwechseln kann, in jungem Zustande wenigstens.

Die *dentatus*-Bastarde bekamen bald eine Tracht, die in mancher Hinsicht mit der des *Rumex dentatus* übereinstimmte und ganz von der des *Rumex obovatus* abwich und als die Wurzelblätter und die untern Stengelblätter zu verdorren anfangen, war fast keine Ähnlichkeit mit letzterer Art mehr zu erblicken. Nur die Sterilität zeigte, dass ich es mit Bastarden zu tun hatte und die Eigenschaften der Fruchtklappen erinnerten mehr an die des *Rumex obovatus* als an die des *Rumex dentatus*.

Später traten sekundäre Wachstumserscheinungen auf (vgl. Seite 155). Die Trauben wuchsen längere Zeit weiter als beim *Rumex dentatus* und aus den untern Stengelknoten entwickelten sich viele lange unverästelte oder wenig verästelte Stengel, sodass schliesslich die oberflächliche Ähnlichkeit mit den Stammarten verloren ging.

Zweige dieser Pflanzen finden sich in meinem Herbar unter den Nummern 4132 bis 4137.

\*   \*   \*

In der Aussaat des *Rumex dentatus*, die ich 1923 hatte, und die mir die 4 *maritimus*-Bastarde lieferte, welche ich auf Seite 166 erwähnte, zeigten sich auch 4 *obovatus*-Bastarde. Dies war wider alles Erwarten, es war jedoch auch sehr erklärlich, denn der *Rumex dentatus*, der die Früchte geliefert hatte, war 1920 aufgewachsen neben einer grossen Menge *Rumex obovatus*. Die grosse Bedeutung dieses Aussaatversuches bestand für mich darin, dass ich denselben Bastard, den ich 1922 in 5 Exemplaren aus *Rumex obovatus* hatte entstehen sehen, jetzt aus der andren Stammart *Rumex dentatus* zum Vorschein kommen sah. Obgleich jeder *Rumex*-Kenner wohl so ziemlich davon überzeugt ist, dass alle *Rumex*-Bastarde auf zwei Weisen entstehen können, so ist das noch

nicht bewiesen worden. Ich war so glücklich *Rumex Thellungii* aus beiden Stammarten entstehen zu sehen. Leider entstanden die reziproken Bastarde in verschiedenen Jahren. Soweit jedoch eine Vergleichung möglich war, habe ich keine Unterschiede entdecken können.

Zweige dieser 4 Pflanzen finden sich in meinem Herbar unter den Nummern 4412, 4413, 4419 und 4420.

### III. ABSCHNITT. AUSGESÄTE BASTARDE

#### § 1. RUMEX ACUTUS (R. CRISPUS $\times$ OBTUSIFOLIUS)

Im Frühjahr 1912 säte ich eine kleine Anzahl Früchte einer Pflanze dieses Bastardes, die ich 1911 gefunden hatte am Veenweg bei Rotterdam (Nummer 325 meines Herbars). Ich erhielt 3 Keimpflanzen, die durch nichts anderes auffielen als durch die beschädigten Kotyledonen. Ich führe das darauf zurück, dass bei *Polygona* und *Rumices* die Kotyledonen während des Keimens an der Spitze weiterwachsen auf Kosten des Endosperms. Zieht man während des Keimens die Endosperm enthaltende Samenhaut von der Keimpflanze ab, so haben die Kotyledonen später eine beschädigte Spitze. Es ist allerdings sehr verständlich, dass bei der doppelten Befruchtung eines Bastardes, in demselben Samen ein lebensfähiger Keim entsteht und ein weniger lebensfähiges, mangelhaft entwickeltes Endosperm. Ja, es ist sogar denkbar, dass viele Keime niemals zur vollen Entwicklung kommen, weil das dazugehörige Endosperm nicht lebensfähig ist.

Die jungen Pflanzen standen im ersten Jahr zu ungünstig, als dass ich über ihre Blattform hätte urteilen können. Sie sahen mehr dem *Rumex obtusifolius* als der Mutterpflanze ähnlich und eine derselben hatte glatte Blätter, viel glattere als die beiden Stammarten sie haben.

1913 entwickelte eine Pflanze sich schlecht und blühte nicht; eine andere bildete ein paar dünne Stengel und war fast völlig steril. Die wenigen Perigone, die zur Entwicklung kamen, sahen mehr denen des *Rumex obtusifolius* als denen der Mutterpflanze ähnlich (Nummer 902 meines Herbars). Die dritte Pflanze, die 1912 so auffallend glatte Blätter hatte, zeigte 1913 wieder dieselbe Eigentümlichkeit. Sie wurde eine kräftige Rosette und bildete ausserordentlich viele, kräftige, ziemlich niedrige Stengel, so dass sie betreffs der Tracht mehr dem *Rumex obtusifolius* als der Mutterpflanze ähnlich war. Die Trauben entwickel-

ten sich sehr regelmässig und waren anscheinend ziemlich fruchtbar. Bei näherer Untersuchung jedoch erwies sich, dass nur wenige Früchte gut entwickelt waren. Die Fruchtklappen waren mehr denen des *Rumex crispus* ähnlich. Sie waren rundlich, wenig gezahnt, und hatten 3 Schwielen (Nummer 901 meines Herbars). Im Herbst 1913 musste ich die Pflanzen aus Mangel an Zeit und Raum fortwerfen.

\* \* \*

1912 säte ich auch einige wenige Früchte einer *acutus*-Pflanze, die ich 1910 am Kralingsche-Plaslaan bei Rotterdam gefunden hatte (Nummer 328 meines Herbars). Auch von diesen keimten 3 und die Kotyledonen hatten auch diesmal verstümmelte Spitzen. Die jungen Pflanzen sahen mehr dem *Rumex obtusifolius* als der Mutterpflanze ähnlich. Von den 3 Pflanzen blühten 1913 nur 2, die beide sehr unfruchtbar waren und dem *Rumex obtusifolius* sehr ähnlich sahen. Durch ihre grosse Sterilität und durch den Einfluss von Blattläusen bildeten sie keine Perigone, die mit denen der Stammarten zu vergleichen waren. Es war jedoch sichtbar, dass die eine Pflanze (Nummer 903 meines Herbars) kürzere, weniger gezahnte Fruchtklappen hatte, die andere hingegen (Nummer 904) längere, länger gezahnte.

\* \* \*

Auch von einer dritten Pflanze des *Rumex acutus*, vom selben Standort als vorige, säte ich 1912 eine Anzahl Früchte. Es keimten 7 und die 7 Keimpflanzen hatten wieder ungleiche, zum grössten Teil verstümmelte Kotyledonen. Die jungen Pflanzen zeigten unter sich nur kleine Unterschiede und sahen der Mutterpflanze sehr ähnlich.

1913 entwickelten alle 7 Pflanzen sich sehr stark. Zwei bildeten keinen Stengel, statt dessen jedoch einen dichten Busch Wurzelblätter. Die anderen 5 trieben einen Stengel, zeigten unter sich jedoch keine grossen Unterschiede, waren sehr steril und hielten betreffs ihrer Eigenschaften die Mitte zwischen *Rumex obtusifolius* und *Rumex acutus*. Die Perigone waren sehr mangelhaft entwickelt, die eine Pflanze hatte jedoch offenbar nur eine Schwiele auf den Perigonon, die andere Pflanze hingegen 3 Schwielen. Die getrockneten Stengel dieser Pflanzen finden sich in meinem Herbar unter den Nummern 905, 906, 907, 908, 909.

\* \* \*

1913 fand ich bei Driebergen, unweit Utrecht, zwischen *Rumex crispus* und *Rumex obtusifolius agrestis* eine schön entwickelte Pflanze von *Rumex acutus pratensis*, die, infolge mir unbekannter Ursachen, fertiler war als gewöhnlich (Nummer 910 meines Herbars). 1914 säte ich 12 Früchte dieser Pflanze. Es keimten deren 6, eine Keimpflanze starb, und ich erhielt 5 kleine stengellose Pflanzen, die alle dem *Rumex obtusifolius* sehr ähnlich sahen. Den Pflanzen wurde im Herbst derartig von Ungeziefer zugesetzt, dass sie den Winter nicht überlebt haben.

\* \* \*

Aus diesen vorläufigen Aussaatversuchen glaube ich folgende Schlüsse ziehen zu dürfen.

1. Die Pflanzen von *Rumex acutus* betrogen sich bei Aussaat nicht, wie die mir bekannten *Rumex*-Arten sich zu betragen pflegen, sondern wie wir es von Artbastarden erwarten dürfen.

2. Der Bastard erwies sich als nicht völlig steril, denn von allen 4 Pflanzen, mit welchen ich einen Aussaatversuch anstellte, erhielt ich Nachkommen.

3. Aus sämtlichen 4 Pflanzen erhielt ich 18 Nachkommen, die alle der Mutterpflanze nicht völlig gleich waren. Bei voller Entwicklung sahen die meisten Pflanzen mehr dem *Rumex obtusifolius* als der Mutterpflanze ähnlich. Eine Pflanze stand betreffs ihrer Merkmale wieder in der Mitte zwischen *Rumex crispus* und *Rumex obtusifolius*, zeigte jedoch die Eigenschaften der Stammarten auf andre Weise kombiniert. Auch war diese Pflanze fertiler als die Mutterpflanze.

4. Die meisten Nachkommen des *Rumex acutus* mögen durch Bestäubung mit *Rumex obtusifolius* entstanden sein, denn *Rumex obtusifolius* bildet leichter Bastarde als andere *Rumices* und war bei meinen Pflanzen, die ich im II. Abschnitt erwähnte, immer die Vaterart. Die einzige intermediäre Pflanze kann natürlich durch Selbstbestäubung oder durch Bestäubung mit *Rumex crispus* entstanden sein. Sie beweist jedenfalls, dass *Rumex acutus* noch andere als *obtusifolius*-artige Formen erzeugen kann, Formen, die auf andre Weise die Eigenschaften der Stammarten in sich vereinigen, und Formen, die fertiler sind als der primäre Bastard.

## § 2. RUMEX ACUTUS SUBOBTUSIFOLIUS

Im Jahre 1919 fand ich am Stationsweg bei Bussum einen *Rumex*, der betreffs seiner Eigenschaften die Mitte hielt zwischen *Rumex obtusifolius agrestis* und *Rumex acutus pratensis*, dem Bastarde von *Rumex obtusifolius agrestis* und *Rumex crispus* (Nummer 3253 meines Herbars).

Pflanzen, die hinsichtlich ihrer Eigenschaften die Mitte halten zwischen *Rumex acutus* und einer der Stammarten, werden in der Literatur oft erwähnt. Ja, dann und wann bekommt man den Eindruck, dass es zwischen *Rumex acutus* und seinen Stammarten ganze Uebergangsreihen gibt. An anderer Stelle [8] habe ich nachdrücklich auseinandergesetzt, dass diese Vorstellung, wenigstens für die Niederlande, unrichtig ist. Bei uns sind *Rumex crispus* und *Rumex obtusifolius* beide polymorph, ihre Formenkreise sind jedoch scharf getrennt. Es besteht ein intermediärer, in hohem Grade steriler Bastard, der, wie die Stammarten, stark variiert und der bald dem *Rumex crispus*, bald dem *Rumex obtusifolius* ähnlicher sieht, aber immer scharf von seinen Stammarten zu unterscheiden ist.

Weil ich dies wusste, war ich denn auch sehr erstaunt eine Pflanze zu finden, die hinsichtlich mehrerer Eigenschaften dem *Rumex obtusifolius* wirklich viel näher stand als alle *Rumex acutus*, die ich je gesehen hatte. Die Blätter waren fast nicht kraus und fast ebenso breit wie beim *Rumex obtusifolius*, die Perigone waren schmaler und hatten längere Zähne. Wäre die Pflanze fertil gewesen, so hätte ich sie für eine sehr abweichende Varietät des *Rumex obtusifolius* gehalten. Die Pflanze war jedoch viel weniger fertil als eine gewöhnliche Art; andererseits trug sie mehr Früchte als *Rumex acutus* zu bilden pflegt.

Der Boden, warauf meine Pflanze stand, war mit kurzem Gras bewachsen. Ganz in der Nähe stand eine grosse Menge *Rumex obtusifolius agrestis*, weiter hier und da *Rumex crispus* und verschiedene Exemplare des *Rumex acutus*, des Bastardes zwischen diesen zwei Arten. Auf demselben Felde wuchs noch *Rumex conglomeratus*, aber die erwähnte abweichende Pflanze zeigte nicht die mindeste Aehnlichkeit mit dieser Art. Ebenso wenig war eine Aehnlichkeit zu entdecken mit einigen andern niederländischen *Lapathum*-Arten, die vielleicht unbemerkt in der Nähe wuchsen. Die Pflanze kann darum, meines Erachtens, nur in zwei Weisen entstanden sein.

- 1° Aus einem Samen von *Rumex acutus*, der durch Selbstbestäubung entstanden war.
- 2° Aus einem Samen, der durch Kreuzung von *Rumex obtusifolius* und *Rumex acutus* entstanden war, bei welcher Kreuzung ebenso gut *Rumex obtusifolius* wie *Rumex acutus* die Mutter gewesen sein kann.

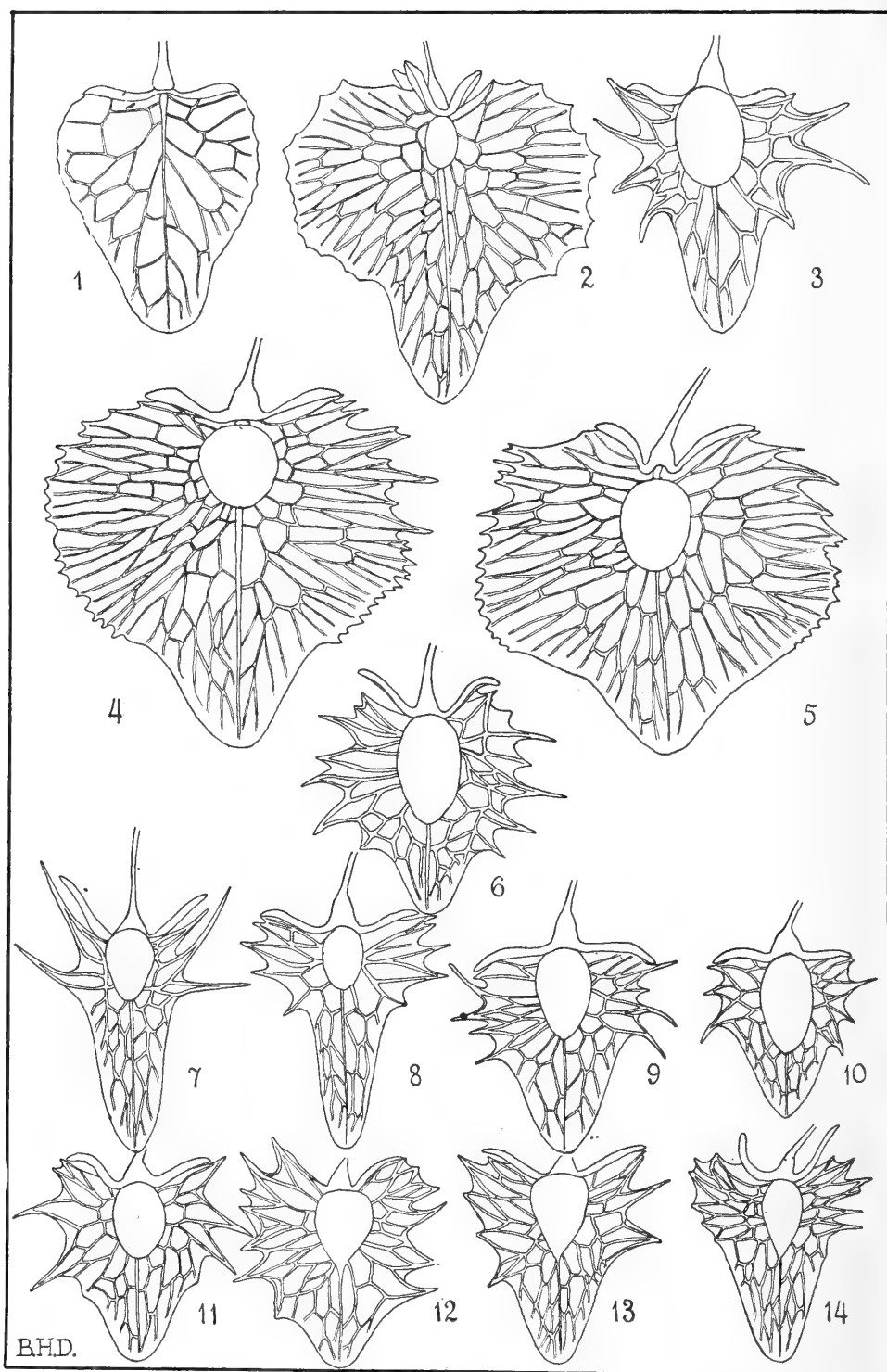
Selbstbestäubung des *Rumex acutus* ist jedoch sehr unwahrscheinlich. Dieser Bastard hat sowohl schlecht entwickelte Eizellen wie schlecht entwickelten Pollen und wo einige Pflanzen des *Rumex acutus* mit vielem *Rumex obtusifolius* bei einander stehen, ist die Wahrscheinlichkeit, dass *Rumex obtusifolius* den befruchtenden Pollen geliefert hat, ungleich viel grösser, als dass *Rumex acutus* sich selbst bestäubt hat. Noch viel unwahrscheinlicher ist es, dass *Rumex obtusifolius*, der selbst so guten Pollen hat, bestäubt werden sollte von einem *Rumex acutus*, dessen Pollen fast ganz steril ist.

Am wahrscheinlichsten ist es also, dass die genannte Pflanze entstanden war durch Bestäubung des *Rumex acutus* durch *Rumex obtusifolius*.

Ich hielt es 1919 jedoch immerhin noch für möglich, dass ich es zu tun hatte mit einem adventiven *Rumex* aus der Verwandtschaft des *Rumex obtusifolius agrestis* und darum nahm ich das Wurzelsystem und die Stengel der Pflanze mit zum näheren Studium.

Im Sommer 1920 habe ich die Pflanze in meinem Garten wachsen, blühen und fruktifizieren sehen; sie zeigte mir aber ganz dasselbe wie in dem Augenblicke, da ich die fand. Sie war in jeder Hinsicht eine echte Zwischenform zwischen *Rumex acutus* und *Rumex obtusifolius agrestis*. Zweige dieser kultivierten Pflanze finden sich in meinem Herbar unter den Nummern 4113 und 4114.

Im Frühjahr 1920 säte ich eine grosse Menge fruchttragende Perigone der wildwachsend gefundenen Pflanze. Die Keimung war sehr unregelmässig. Ich hatte schon Pflänzchen mit zwei kleinen Blättern, als das Keimen noch immer fort dauerte. Als ich Ende Mai 158 Keimpflanzen hatte, pikierete ich sie und warf den Rest weg. Die Keimpflanzen waren sehr verschieden an Alter und Grösse, einige sahen sehr schwach aus. Von den 158 Keimpflanzen starben 5. Ich pflanzte die übrigen 153 aus in meinem Garten. Nun entwickelten die Pflanzen sich schneller und bald zeigte sich, dass sie einander sehr unähnlich waren. Die weitaus meisten sahen dem *Rumex obtusifolius* ähnlich, ein kleiner Teil ähnelte durch schmalere Blätter mehr dem *Rumex crispus*. Diese



Figur II. 1. Fruchttragendes Perigon des *Rumex alpinus*, 5  $\times$  nat. Grösse.  
 2. Fruchttragendes Perigon des *Rumex Mezei* (*R. alpinus*  $\times$  *obtusifolius*), 5  $\times$  nat. Grösse.



3. Fruchttragendes Perigon eines grossblütigen *Rumex obtusifolius*, 5 × nat. Grösse.
- 4 und 5. Fruchttragende Perigone von Nachkommen des *Rumex Mezei*, 5 × nat. Grösse.
6. Fruchttragendes Perigon von *Rumex acutus subobtusifolius*, 5 × nat. Gr.
- 7 bis 14. Fruchttragende Perigone von 8 verschiedenen Nachkommen des *Rumex acutus subobtusifolius*. 5 × n. Gr. (Vgl. Fig. III).
7. von Nummer 4070 meines Herbars. 11. von Nummer 4085 meines Herbars
8. „ „ 4071 „ „ 12. „ „ 4087 „ „
9. „ „ 4075 „ „ 13. „ „ 4106 „ „
10. „ „ 4077 „ „ 14. „ „ 4111 „ „

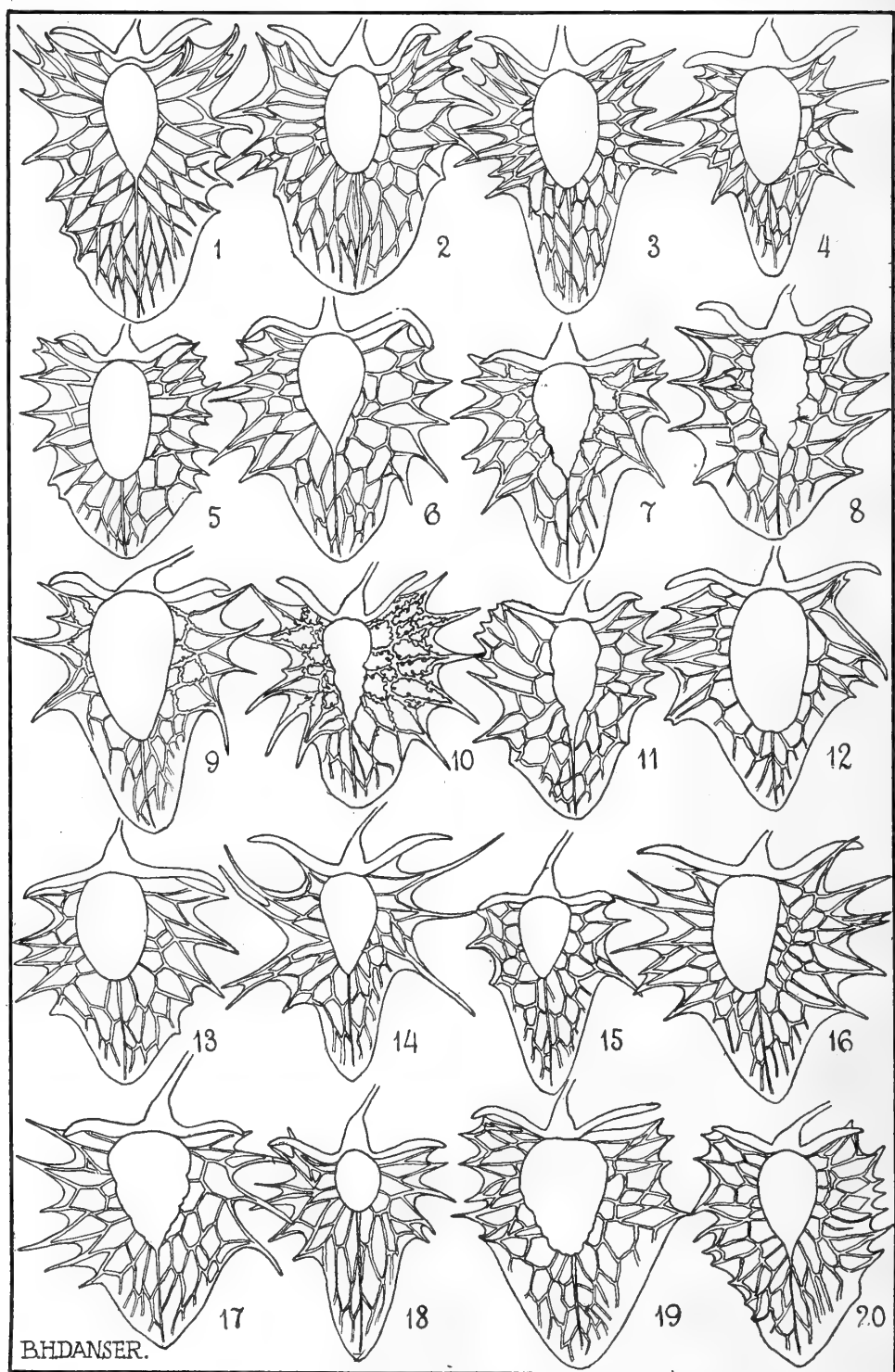
schmalblättrigen Pflanzen waren viel schwächer als die breitblättrigen und wurden bald von den breitblättrigen überwachsen. Ende Juli trieb eine Pflanze einen schwachen Stengel, war aber völlig steril. Mangel an Zeit hinderte mich weiter auf die Pflanzen zu achten.

Im Frühjahr 1921 musste ich die Beete im botanischen Garten zu Amsterdam, worauf meine Pflanzen standen, räumen und meine Pflanzen in einen andren Garten versetzen. Aus Mangel an Zeit musste ich diese Arbeit einem Gärtner überlassen. Dieser fand im Beete 70 Wurzeln und die verpflanzten Wurzeln entwickelten sich alle zu Pflanzen. Die meisten derselben sahen dem *Rumex obtusifolius* sehr ähnlich und sehr viele sahen kränklich aus. Von den Pflanzen bildeten 44 einen Stengel. Die einzige Sorge, die ich diesen Sommer den Pflanzen angedeihen lassen konnte, war, dass ich im September von jeder Pflanze den besten Zweig sammelte für mein Herbar. Die 44 Zweige geben eine Schwache Idee von der Vielgestaltigkeit der ganzen Aussaat (die Nummer 4069 bis 4112 meines Herbars). Vgl. Fig. II, 6—14 und Fig. III.

Es ist natürlich nicht möglich diese Zweige alle in Einzelheiten zu beschreiben und dies hat auch wenig Nutzen. Doch will ich versuchen, von den wichtigsten Eigentümlichkeiten eine schwache Idee zu geben.

Die meisten Pflanzen zeigen keinen grossen Unterschied mit der Mutterpflanze und sind also wieder echte Zwischenformen zwischen *Rumex acutus* und *Rumex obtusifolius agrestis*.

Die Eigenschaften der Perigone gehen sehr weit aus einander. Ein Teil der Pflanzen hat ungefähr ebenso breite Perigone wie die Mutterpflanze (z. B. die Nummern 4069, 4073, 4075, 4076, 4077, 4082, 4083, 4086, 4087, 4089, 4090, 4095, 4096, 4100, 4104, 4106, 4107, 4110). Ein Teil hat breitere Perigone und ähnelt dadurch weniger dem *Rumex obtusifolius* (z. B. die Nummern 4079, 4084, 4092, 4097, 4099, 4112). Viele



Figur III. Fruchttragende Perigone von 20 verschiedenen Nachkommen des *Rumex acutus subobtusifolius*, 5 × natürliche Grösse.

- |                                    |                                    |
|------------------------------------|------------------------------------|
| 1. von Nummer 4079 meines Herbars. | 2. von Nummer 4084 meines Herbars. |
| 3. „ „ 4086 „ „                    | 4. „ „ 4088 „ „                    |

5. von Nummer 4089 meines Herbars.					13. von Nummer 4199 meines Herbars.						
6.	„	„	4090	„	„	14.	„	„	4101	„	„
7.	„	„	4091	„	„	15.	„	„	4103	„	„
8.	„	„	4092	„	„	16.	„	„	4104	„	„
9.	„	„	4093	„	„	17.	„	„	4107	„	„
10.	„	„	4095	„	„	18.	„	„	4108	„	„
11.	„	„	4097	„	„	19.	„	„	4110	„	„
12.	„	„	4096	„	„	20.	„	„	4112	„	„

Pflanzen haben schmalere Perigone als die Mutterpflanze und ähneln mehr dem *Rumex obtusifolius* (z. B. 4070, 4071, 4074, 4088, 4091, 4093, 4101, 4103, 4108, 4111).

Die Länge der Zähne ist schwer zu vergleichen, denn diese ist, zumal bei sterilen Pflanzen, in hohem Grade abhängig von der Entwicklungsstufe des Perigons. Doch bemerkt man in dieser Hinsicht eine starke Variation. Besonders lange Perigonzähne haben z. B. 4095, 4101, 4105, 4107. Besonders kurze Zähne haben 4077, 4078, 4091, 4097, 4099, 4100, 4103, 4108, 4110. Die Pflanzen mit kurzen Perigonzähnen erinnern oft mehr am *Rumex crispus*, die mit langen Zähnen unterscheiden sich oft kaum vom *Rumex obtusifolius*.

Die Entwicklung der Schwielen geht sehr stark auseinander, sowohl bei verschiedenen Pflanzen als bei den verschiedenen Perigonien einer Pflanze. Die Mutterpflanze hatte 3 deutliche Schwielen auf den Perigonien. Dies ist auch der Fall bei den meisten Nachkommen. Einige haben jedoch nur eine Schwiele, z. B. 4076, 4083, 4106.

Weiter zeigen die Perigone eine viel stärkere Variation in Bezug auf die Grösse als die der Stammarten. Sehr grosse, bis 8 mm lange Perigone zeigen 4079, 4080, 4083, 4084, 4093. Besonders kleine Perigone zeigen 4074, 4081, 4085, 4104. Man könnte die Ursache dieser Erscheinung in einer Bestäubung der Mutterpflanze mit grossblütigen und kleinblütigen Arten suchen, jedoch für diese Annahme bieten die Pflanzen nicht den geringsten Grund. Wir müssen übrigens bei der Betrachtung der verschiedenen Zweige zugeben, dass die Bastardnachkommenschaft in mehr als einer Hinsicht innerhalb weiterer Grenzen variiert als die 2 Stammarten zusammen.

Auch betreffs der Tracht sind bemerkenswerte Tatsachen zu beobachten. Einige Pflanzen sind weniger verzweigt als die beiden Stammarten, z. B. 4088, 4103, 4106, 4112. Verschiedene Pflanzen haben im untern Teil der Rispe je 3 oder mehrere Zweige zusammen und scheinen dadurch stark verzweigt zu sein, z. B. 4079, 4082, 4092, 4093, 4097, 4099,

4107. Noch bemerkenswerter ist, dass verschiedene Pflanzen gegenständige, fast dekussierte Rispenäste zeigen, z.B. 4073, 4080, 4086, 4093. Diese Erscheinung beobachtete ich nicht nur niemals bei den Stammarten, sondern sie ist mir in der Gattung *Rumex* überhaupt unbekannt. *Rumex obovatus* zeigt sie dann und wann in geringerem Masse.

Auch in andrer Hinsicht ist die Tracht sehr verschieden. Einen besonders dichten Blütenstand hat 4107, einen besonders offenen Blütenstand hat hingegen 4106. Neigung zur Fasziation haben 4080 und 4102. Sehr fein und beinahe völlig steril sind 4082, 4098, 4102. Sehr fertil und gut entwickelt ist 4101. Die Nummer 4072 hat Trauben, die noch höher beblättert sind als die des *Rumex obtusifolius*.

Man vergesse nicht, dass ich nur von 44 Pflanzen den Blütenstand habe beurteilen können, dass die meisten Pflanzen nach dem ersten Sommer verloren gegangen sind und dass die übriggebliebenen nicht alle geblüht haben. Im ersten Sommer schienen mir die schmalblättrigen *crispus*-artigen Pflanzen schwächer zu sein, und wenn ich alle Pflanzen der Aussaat zur Blüte hätte bringen können, so würde die Aussaat gewiss viel stärker variiert haben, zumal in der Richtung zu *Rumex crispus* hin.

\* \* \*

Infolge der mangelhaften Einrichtung des Versuches und der ungenügenden Beobachtung lehrt das obenerwähnte uns nicht viel. Ich glaube jedoch folgende Schlüsse ziehen zu dürfen.

1. Die Pflanze, die ich bei Bussum fand, war wirklich eine Bastardpflanze. Die Resultate des vorigen Paragraphen und die Umstände machen es wahrscheinlich, dass sie ein Nachkomme eines *Rumex acutus* war.

2. Die Pflanze gab keine Nachkommen, die Bestäubung mit einer dritten Art wahrscheinlich machten. Die Nachkommen müssen also entstanden sein durch Selbstbestäubung oder durch Bestäubung mit *Rumex obtusifolius*. Da in der Umgebung der Mutterpflanze viel *Rumex obtusifolius* wuchs und diese Art sehr viel fertilen Pollen liefert, müssen die meisten Nachkommen entstanden sein durch Bestäubung mit *Rumex obtusifolius*.

3. Der Bastard war nicht konstant. Kein einziger der Nachkommen war einem der andren gleich.

4. Die meisten Nachkommen hielten zwar die Mitte zwischen *Rumex acutus* und *Rumex obtusifolius*, es gab jedoch auch welche, die bis über die Grenzen der Stammarten hinaus variierten, z. B. betreffs der Grösse der Perigone, Dichte und Verzweigungsgrad der Blütenstände und Beblätterung der Trauben. Ja, es zeigten sich Abweichungen, die man sogar bei andern *Rumices* nicht findet, z.B. das Gegenständige von einem grossen Teil der Rispenäste.

5. Zumal unter den Pflanzen, die wahrscheinlich durch iterative Bestäubung mit *Rumex obtusifolius* entstanden sind und die sich dieser Art sehr näherten, gab es welche mit grösserer Fertilität als die des *Rumex acutus*. Es ist vielleicht möglich, dass durch iterative Kreuzung mit *Rumex obtusifolius* wieder fertile Pflanzen von *Rumex obtusifolius* aus *Rumex acutus* entstehen.

### § 3. RUMEX MEZEI (R. ALPINUS × OBTUSIFOLIUS)

Im Sommer 1912 entdeckte ich im botanischen Garten in Leiden unter dem Namen *Rumex Acetosa* einen mir unbekannten *Rumex*, der gewiss zur Untergattung *Lapathum* gehörte und den ich später (1920) als einen Bastard von *Rumex alpinus* und *Rumex obtusifolius* erkannte.

Ich nahm von dieser Pflanze einige entwickelte Perigone mit. Es stellte sich jedoch später heraus, dass sie nur leere Früchte enthielten.

Im Frühjahr 1913 wurden mir Früchte dieser Pflanze zugesandt. Diese Früchte waren von den Perigonien befreit und dadurch hatte es den Anschein, alsob sie von einer fertilen Pflanze stammten. Ich säte eine grössere Anzahl von den Früchten und sie keimten gut, sodass ich weiter nicht mehr an einen Bastard dachte. 1914 hatte ich nur wenig Boden zur Verfügung und da es mir nur darum zu tun war die Pflanze näher kennen zu lernen, pflanzte ich in jenem Jahr nur 4 Wurzeln aus.

1914 trieb nur eine Pflanze einen Stengel. Ich umhüllte die Blütenrispe mit einem Pergaminbeutel und als im August der Stengel ganz trocken war, erwies es sich, dass die Rispe keine einzige Frucht gebildet hatte.

1915 blühten 3 von den 4 Pflanzen und diese waren einander so ziemlich gleich. Die Rispe von einer derselben war ein wenig röter überlaufen als die der andren Pflanzen. Nach der Blüte betrogen sich die Pflanzen wie Bastarde. Die Blüten fielen teilweise ab, die andren entwickelten sich sehr ungleich und nur wenige bildeten gute Früchte. 1916, 1917, 1918, 1919 und 1920 haben die Pflanzen wiederum geblüht.

Die Rispen waren ziemlich schwer entwickelt und ähnelten sehr denen fertiler Arten; nur wenige Perigone jedoch enthielten eine Frucht. Darum kam mir allmählig die Vermutung auf, dass ich es dennoch mit Bastarden zu tun hatte. Nach der Blattform zu urteilen war es ein Bastard von *Rumex alpinus* und *Rumex obtusifolius*, die Blüten waren aber zu gross dazu. Ich dachte darum an einen Bastard des *Rumex confertus*, die Blüten aber waren auch viel grösser als BLOCKI sie für seinen *Rumex Borbasii* erwähnt.

1919 entdeckte ich, dass bei den damals schon 6 Jahre alten Pflanzen der Wurzelhals horizontal zu wachsen begann wie ein Rhizom, und dies wies wieder darauf hin, dass meine erste Vermutung richtig gewesen war und dass ich es mit einem *alpinus*-Bastard zu tun hatte.

Da bin ich zum botanischen Garten in Leiden gegangen um mir die Mutterpflanze genauer anzusehen und habe ich Zweige mitgenommen für mein Herbar (die Nummer 3238). Es stellte sich heraus, dass die Leidener Pflanze alle Merkmale zeigte, die wir bei einem primären Bastard von *Rumex alpinus* und *Rumex obtusifolius* erwarten dürfen und dass also ihre 4 Nachkommen durch viel grössere Blüten abwichen. Beim *Rumex alpinus* sind die Fruchtklappen höchstens 6 mm lang und 5 mm breit, beim *Rumex obtusifolius* höchstens 6 mm lang und, ausser den Zähnen, 4 mm breit; beim Leidener *Rumex Mezei* höchstens 7 mm lang und 10 mm breit; bei ihren Nachkommen höchstens 9 mm lang und 10 mm breit. Dies ergibt ungefähr ein Verhältnis zwischen den Oberflächen der Fruchtklappen von *Rumex alpinus*, *Rumex obtusifolius*, *Rumex Mezei*, und den Nachkommen dieses letzteren wie 30:24:49:90. Die Fruchtklappen der von mir kultivierten Pflanzen hatten also eine 3 Mal so grosse Oberfläche wie die des *Rumex alpinus* und eine fast 4 Mal so grosse, wie die des *Rumex obtusifolius*. Vgl. Fig II, 1 bis 5, pag. 176.

Die Schlüsse, die ich aus diesem Aussaatversuche ziehen zu dürfen glaube, sind folgende:

1. Die Leidener Pflanze war wirklich ein Bastard.
2. Sie war jedoch nicht völlig steril, weniger steril sogar als die meisten andern Bastarde.
3. Sie hatte wahrscheinlich sich selbst bestäubt. Die Nachkommenschaft ging weniger aus einander als die des *Rumex maximus* (§ 9) und war viel weniger polymorph als die des *Rumex acutus* (§ 1 und 2), des *Rumex limosus* (§ 4) und des *Rumex Thellungii* (§ 10).

§ 4. RUMEX LIMOSUS (R. CONGLOMERATUS  $\times$  MARITIMUS)

Von einer Pflanze dieses Bastardes, die ich 1910 gesammelt hatte bei Rotterdam und die fast völlig steril war (Nummer 416 meines Herbars), säte ich 1912 einige Früchte. Ich erhielt 5 Pflanzen, die im Rosettenstadium beinahe nicht vom *Rumex maritimus* zu unterscheiden waren und von denen schon im Juli 4 einen Stengel trieben. Sie erwiesen sich alle als völlig steril.

Zwei Pflanzen ähnelten sehr der Mutterpflanze, hatten nur einen, ungefähr 60 cm hohen Stengel und nicht die verlängerten Trauben der Mutterpflanze. Die eine von diesen 2 Pflanzen hatte weniger entwickelte Perigone als die Mutterpflanze, die andere besser entwickelte (die Nummern 682 und 684 meines Herbars).

Die dritte Pflanze (die Nummer 683) trieb auch nur einen Stengel, aber dieser war ausserordentlich dünn und ungefähr 30 cm hoch und hatte nur 2 bis 5 cm lange Seitenäste. Auch die Blüten waren sehr fein und nur wenige waren entwickelt. Mit Rücksicht auf die kleinen, feinen und wenig verästelten Pflanzen, die ich aus *Rumex Thellungii* erhielt (§ 10), könnte ich diese Pflanze eine extravagante nennen; es ist jedoch nicht sicher, ob wir die mangelhafte Entwicklung dieser Pflanze nicht der Sterilität des Bodens, worauf die Pflanze wuchs, zuzuschreiben haben.

Die vierte Pflanze (Nummer 685) hatte einen Stengel mit einer verzweigten Rispe und war ungefähr 60 cm hoch. Die Trauben wuchsen längere Zeit weiter als bei den andern Pflanzen und die Pflanze hatte die dunkelgrüne Farbe des *Rumex conglomeratus*. Sie war nicht nur ganz steril, sondern die Perigone fielen sogar kurz nach der Blüte ab.

Von den besprochenen 4 Pflanzen sammelte ich die Stengel für mein Herbar und von allen 5 Pflanzen versuchte ich die Wurzel bis zum folgenden Jahr durchzubringen. Die 4 Pflanzen jedoch, die geblüht hatten, starben, die fünfte Pflanze blieb am Leben.

1913 bildete sie mehrere Stengel, hatte die Tracht des *Rumex maritimus*, war jedoch völlig steril. Obgleich diese Pflanze in Bezug auf die Tracht dem *Rumex maritimus* näher stand als die 4 andren, ähnelten die sehr wenig entwickelten Perigone gerade weniger denen des *Rumex maritimus* als die der Mutterpflanze (Nummer 920 meines Herbars).

Die Schlüsse, die ich aus diesem Aussaatversuch ziehen zu dürfen glaube, sind folgende.

1. Die Mutterpflanze war wirklich ein Bastard.
2. Sie war jedoch nicht völlig steril.
3. Die Nachkommenschaft wies auf iterative Bestäubung mit *Rumex maritimus* hin, was in Bezug auf die grosse Sterilität des Bastardes und das Vorhandensein von viel *Rumex maritimus* am ursprünglichen Fundort auch wahrscheinlich ist.

#### § 5. RUMEX PLATYPHYLLUS (R. AQUATICUS × OBTUSIFOLIUS)

Von einer Pflanze dieses Bastardes, die sich in meinem Herbar befindet und die HENRARD an der Merwede unweit Gorinchem sammelte, (Nummer 753 meines Herbars), säte ich im Frühjahr 1913 einige Früchte. Es keimte eine derselben und im Herbst hatte sich hieraus eine Pflanze entwickelt mit wenigen kleinen, lang gestielten, rundlichen Blättern, die, wie sich später herausstellte, für die Pflanze nicht normal waren.

Im folgenden Jahr (1914) wuchs diese Pflanze zu einer kräftigen Rosette von länglich-herzförmigen Blättern aus und sah aus wie ein echter *Rumex platyphyllus*. Die Pflanze trieb dieses Jahr auch einen Stengel; nach der Blüte jedoch bildete sich kein einziges Perigon weiter aus. Später bildeten sich einige neue Seitenstengel aus dem untern Stengelteil und hieran entwickelten sich auch einige Perigone mit 3 Schwielen. Die Perigone zeigten eine grosse Aehnlichkeit mit denen der Mutterpflanze.

1915 hat die Pflanze nochmals Stengel gebildet; in diesem Jahre jedoch hat sich kein einziges Perigon weiter entwickelt. Dies ist wohl zum Teil dem Umstand zu verdanken, dass Ampferkäfer (*Gastroidea viridula*) den Rispen empfindlich zusetzten.

Im Herbst 1915 habe ich die Pflanze fortgeworfen.

Dieser Aussaatversuch lehrte mich folgendes:

1. *Rumex platyphyllus* ist wirklich ein Bastard.
2. Dieser Bastard ist nicht völlig steril.
3. Der einzige Nachkomme war der Mutterpflanze nicht ganz gleich.

#### § 6. RUMEX HETERANTHOS (R. PALUSTER × STENOPHYLLUS)

Von einer Pflanze des *Rumex heteranthos*, die ich 1912 bei Rotterdam gefunden hatte, säte ich 1914 35 Früchte. Es keimten deren 17. Ich



liess sie sich zu kleinen Pflanzen entwickeln und pflanzte sie dann in meinem Garten. Bald wurden sie jedoch von Ampferkäfern und andrem Ungeziefer vernichtet.

Von einer andren Pflanze desselben Fundortes säte Herr HENRARD im Haag 7 Früchte. Er erhielt 2 Pflanzen, von welchen 1915 die eine geblüht hat. Diese Pflanze war ganz steril, zeigte jedoch in den Perigonien deutlich Eigenschaften, die bei den Stammarten und bei der Mutterpflanze gar nicht vorkamen. Die Fruchtklappen waren fast ungezähnt, die Trauber fast unbeblättert, während bei der Mutterpflanze die Fruchtklappen gezähnt und die Trauben sehr hoch beblättert sind. Wahrscheinlich war also die Mutterpflanze von einer dritten Art bestäubt worden; an den Eigenschaften des Nachkommen war jedoch nicht zu sehen, welche diese Art gewesen sein mochte.

Diese Aussaatversuche lehren mich nur:

1. dass *Rumex heteranthos* sich wirklich wie ein Bastard und nicht wie eine reine Art beträgt.
2. dass er trotzdem nicht völlig steril ist.
3. dass an den Nachkommen von Bastarden bisweilen gar nicht zu sehen ist, aus welchen Arten sie hervorgekommen sind. Obgleich ich die Mutterpflanze der Henrardschen Pflanze kannte, konnte ich nicht sehen, welche die dritte Art war, die an ihrer Bildung beteiligt gewesen war.

#### § 7. RUMEX NIESSLII (R. CONGLOMERATUS × STENOPHYLLUS)

Im Sommer 1914 säte ich 24 Früchte von einer Pflanze des *Rumex Niesslii*, die ich 1912 bei Rotterdam gefunden hatte. Ich erhielt 17 Keimpflanzen, von welchen eine von Asseln zerfressen wurde. Die andern 16 wuchsen zu kleinen, schmalblättrigen Rosetten auf. Als ich jedoch die Pflanzen in meinem Garten pflanzte, wurden sie bald von Ampferkäfern und Erdräupen vernichtet.

Dieser Aussaatversuch lehrte mich jedoch, dass *Rumex Niesslii* nicht völlig steril ist.

#### § 8. RUMEX SCHULZEI (R. CONGLOMERATUS × CRISPUS)

Zugleich mit dem vorigen Versuch stellte ich einen Aussaatversuch mit *Rumex Schulzei* an, den ich gleichfalls 1912 bei Rotterdam gefun-

den hatte. Ich säte 40 Früchte; es keimten deren 14 und die Keimpflanzen wuchsen alle zu schmalblättrigen Pflanzen auf. Auch diese Pflanzen wurden, nachdem ich sie im Garten ausgepflanzt hatte, von Ungeziefer zerfressen.

Dieser Aussaatversuch lehrte mich, dass *Rumex Schulzei* nicht ganz steril ist.

#### § 9. RUMEX MAXIMUS (R. AQUATICUS × HYDROLAPATHUM)

Im Frühjahr 1920 säte ich eine Handvoll fruchttragender Perigone von *Rumex maximus*. Diese Perigone hatte ich 1919 gesammelt von einer Pflanze, die ich seit 1916 in meinem Garten hatte. In diesem Jahre hatte Herr A. W. KLOOS in Dordrecht mir ein Stück von einer Pflanze geschickt, die er schon einige Zeit in seinem Garten hatte und die er ursprünglich in der Umgegend von Dordrecht gefunden hatte.

Die Früchte keimten sehr schlecht. Ich säte am 3. April und am 8. Mai zeigte sich die erste Keimpflanze, während *Rumex*-Früchte gewöhnlich schon innerhalb einer Woche, jedenfalls innerhalb zweier Wochen keimen. Am 17. Mai wollte ich nicht länger mit dem Pikieren warten, da ebenso viele Keimpflanzen starben als beikeimten. Da hatte ich 12 Keimpflanzen. Nach einiger Zeit hatte ich 12 kleine Pflanzen bekommen, von welchen 3 kränklich waren. Die 9 gesunden Pflanzen brachte ich in meinen Garten und liess sie zu Rosetten auswachsen.

Im Frühjahr 1921 lebten nur noch 3 Pflanzen. Ich kultivierte sie weiter und eine trieb einen Stengel. Die Pflanze war völlig steril, sah jedoch übrigens der Mutterpflanze auffallend ähnlich. Auch die andren 2 Pflanzen waren, so weit ich darüber urteilen konnte, der Mutterpflanze fast gleich. Im Herbst 1921 habe ich die Pflanzen fortgeworfen.

\* \* \*

Im Frühjahr 1921 erhielt ich Früchte aus dem botanischen Garten in Kopenhagen unter dem Namen *Rumex maximus*. Die Perigone, die sich noch um die Früchte befanden, zeigten, dass es wirklich Früchte des Bastardes von *Rumex aquaticus* und *Rumex Hydrolapathum* waren. Ich säte alle Früchte und sie keimten unregelmässig, aber doch ziemlich gut. Innerhalb eines Monates erhielt ich 83 Keimpflanzen, die ich alle pikierte. Es starben deren 3 und 80 kultivierte ich weiter zu grossen

Pflanzen. Später starben noch 7 derselben und schliesslich hatte ich noch 73 Pflanzen. Diese ähnelten alle sehr der Mutterpflanze, waren ihr aber nicht völlig gleich. Einige hatten Blätter, die in Bezug auf die Breite grössere Aehnlichkeit mit denen des *Rumex Hydrolapathum* zeigten; andere hatten breitere, herzförmigere Blätter, die mehr denen des *Rumex aquaticus* ähnlich waren. Auch die Farbe war verschieden. Die meisten hatten die Farbe des *Rumex maximus*, einige waren mehr bläulich, wie *Rumex aquaticus*.

Im Frühjahr 1921 musste ich meine Pflanzen unerwarteterweise auf andren Boden im botanischen Garten versetzen, in einem Augenblick, da ich nicht in der Lage war es selbst zu tun, sodass ich das Verpflanzen einem Gärtner überlassen musste. Dieser fand im Beete nur 35 Pflanzen vor. Dieselben bildeten im Sommer 1921 alle einen Stengel. Von diesen Stengeln habe ich nicht für mein Herbar sammeln können und ich habe nur wenig Notizen darüber gemacht. Die Pflanzen ähnelten am meisten dem *Rumex maximus* und variierten nur wenig in der Richtung der beiden Stammarten der Mutterpflanze. Die meisten Pflanzen sahen kränklich und unregelmässig entwickelt aus und sie waren alle in hohem Grade steril. Einige zeigten eine Eigenschaft, die bei den Stammarten nicht vorkommt; die Rispenäste waren näml. bis über die Hälfte beblättert. Diese Eigenschaft findet sich hingegen bei andern *Rumex*-arten, wie *Rumex conglomeratus*, *Rumex paluster* und *Rumex maritimus*. Die abweichenden Pflanzen zeigten jedoch übrigens keine Merkmale, die an Bastardierung mit solch einer Art erinnert hätten.

\* \* \*

Infolge der sehr mangelhaften Beobachtung lehrten mich diese Aussaatversuche nicht viel. Folgende Schlüsse glaube ich immerhin machen zu dürfen.

1. *Rumex maximus* beträgt sich nicht wie eine gewöhnliche Art, sondern wie ein Artbastard, denn die Keimung ist mangelhaft und die Nachkommen sind noch steriler als die Mutterpflanze.

2. *Rumex maximus* ist trotzdem nicht völlig steril, weniger steril sogar als die meisten Bastarde, und es ist also nicht unmöglich, dass man in der freien Natur dann und wann Pflanzen findet, die Nachkommen des primären Bastardes sind und die dem *Rumex aquaticus* oder dem *Rumex Hydrolapathum* näher stehen.

3. Die Nachkommenschaft ist heterogen und variiert in zwei Richtungen. Sie ist jedoch nicht so heterogen wie die des *Rumex acutus*.

4. Aus der Variation der Nachkommenschaft in der Richtung der zwei Stammarten und aus der ziemlich grossen Fertilität des *Rumex maximus*, ohne Vorhandensein der Stammarten, könnte man darauf schliessen, dass *Rumex maximus* im Stande wäre, sich selbst zu bestäuben.

5. Bei den Nachkommen können, ohne Mitwirkung einer dritten Art, Eigenschaften auftreten, die sich bei den Stammarten nicht finden.

#### § 10. RUMEX THELLUNGII (R. DENTATUS $\times$ OBOVATUS)

Als ich im Frühjahr 1923 das Konzept für diese Mitteilung machte, fielen mir sowohl das Unzuverlässige als das Mangelhafte der Beobachtungen auf. Es wunderte mich nicht, denn die meisten der hier beschriebenen Aussaatversuche waren für mich Nebensache gewesen, die meisten der aus reinen Arten erhaltenen Bastarde waren unerwartet aufgetreten, und das Aussäen der Artbastarde war nur geschehen um zu erfahren, ob ich es mit echten Artbastarden oder mit kranken Pflanzen zu tun hatte. Doch kamen mir die Resultate, die ich durch Aussäen des *Rumex acutus* erhalten hatte (II, § 1 und 2), so eigentümlich vor, dass ich einen derartigen Versuch nochmals mit grösserer Genauigkeit anstellen wollte, nötigenfalls mit einem andren Bastard. Die Umstände gestatteten mir nicht mit *Rumices* Erblichkeitsversuche anzustellen. Ich war jedoch zufälligerweise in der Lage nachzuprüfen, ob die Schlüsse, die ich aus den oben beschriebenen Versuchen ziehen zu dürfen glaubte, richtig waren oder nicht. Ich konnte näml. *Rumex Thellungii* (*R. dentatus*  $\times$  *obovatus*), einen neuen Bastard, den ich gerade 1922 erhalten hatte (II, § 9), aussäen.

Im Sommer 1922 hatte ich sehr wenig *Rumices* kultiviert. Ich hatte ein Beet mit einer Aussaat von *Rumex obovatus*, 175 Pflanzen, von denen 5 sich als *obovatus-maritimus*-Bastarde und 5 sich als *obovatus-dentatus*-Bastarde erwiesen. Daneben lag ein Beet mit 200 Pflanzen von *Rumex maritimus*. In einer Entfernung von ungefähr 15 m hatte ich noch 16 Pflanzen von *Rumex paraguayensis*, drei Pflanzen des fast sterilen *Rumex erubescens* (*R. obtusifolius*  $\times$  *Patientia*) und eine Pflanze des fast sterilen *Rumex hagensis* (*R. Patientia*  $\times$  *pulcher*) [7]. Die Pflanzen des *Rumex Thellungii* (*R. dentatus*  $\times$  *obovatus*) konnten also bestäubt sein:

1° von sich selbst. Mit Rücksicht auf den Umstand, dass der Pollen des *Rumex Thellungii* sehr mangelhaft entwickelt ist, war dies nicht wahrscheinlich.

2° vom *Rumex obovatus*. Dies ist am wahrscheinlichsten. Die Pflanzen des *Rumex Thellungii* waren von blühenden Pflanzen des *Rumex obovatus* umgeben und der Pollen dieser Art ist sehr gut entwickelt.

3° vom *Rumex Didericae* (*R. maritimus*  $\times$  *obovatus*). Dies ist sehr unwahrscheinlich, weil dieser Bastard selbst keine einzige Frucht bildet und sein Pollen fast völlig steril ist.

4° vom *Rumex maritimus*. Dies ist möglich, obgleich viel weniger wahrscheinlich als die Bestäubung mit *Rumex obovatus*.

5° vom *Rumex paraguayensis*. Dies ist sehr unwahrscheinlich, da diese Art nicht sehr reich an Pollen ist und die Gruppe von 16 kleinen Pflanzen in einer Entfernung von mehr als 15 m stand, von den oben-erwähnten Pflanzen überdies durch einen Ligusterzaun getrennt.

6° vom *Rumex hagensis* und *Rumex erubescens*. Dies ist jedoch fast unmöglich, da diese Artbastarde fast ganz steril sind und gleichfalls in einer Entfernung von mehr als 15 m standen.

7° von wildwachsenden *Rumices* aus der Umgebung des botanischen Gartens. Der Amsterdamer botanische Garten ist jedoch in der Stadt gelegen und in einem Umkreis von vielleicht Hunderten von Metern kam kein blühendes *Lapathum* vor. Zudem weichen alle einheimischen *Lapatha* so sehr vom *Rumex dentatus* und von *Rumex obovatus* ab, dass ihr Einfluss sogleich an den Nachkommen zu erkennen sein müsste.

Fasse ich alles kurz zusammen, so komme ich zu dem Schluss, dass die Nachkommen des *Rumex Thellungii* zum grössten Teil entstanden sein müssen durch Bestäubung mit *Rumex obovatus*, der Mutterart des Bastardes; vielleicht waren einige entstanden durch Selbstbestäubung der Mutterpflanze oder durch Bestäubung mit *Rumex maritimus*. Da die Nachkommenschaft des *Rumex Thellungii* bei Selbstbestäubung wahrscheinlich variieren würde zwischen *Rumex obovatus* und *Rumex dentatus*, würde sie bei Bestäubung mit *Rumex obovatus* wahrscheinlich variieren zwischen dieser Art und der Mutterpflanze. Im vorliegenden Fall konnte ich also eine Nachkommenschaft erwarten, die hauptsächlich die Mitte hielt zwischen *Rumex Thellungii* und *Rumex obovatus*; es mochten auch einige mehr *dentatus*-artige Pflanzen auftreten, vielleicht auch *maritimus*-Bastarde. Sollten noch andere Pflanzen vorkommen, so müssten sie erklärt werden als extravagante, durch Bas

tardierung entstandene Typen; wenn ihre Eigenschaften wenigstens nicht Bestäubung mit einer dritten, in der Nähe wachsenden Art wahrscheinlich machten.

Im Frühjahr 1923 pflückte ich darum möglichst viele Früchte von einer der 5 in meinem Herbar befindlichen Pflanzen des *Rumex Thellungii*. Ich fand 60 Früchte, die ich alle am 12. April säte. Zwischen dem 22. April und dem 10. Mai keimten deren 31. Ich wollte nicht länger warten, da sonst mehr Keimpflanzen sterben als beikeimen würden. Eine Keimpflanze war schon gestorben. Die andren 30 pikierte ich und bald starb wieder eine. Die übrigen 29 habe ich zu blühenden Pflanzen weiterkultivieren können. Bevor ich diese 29 Pflanzen ausführlich beschreibe und bespreche, will ich kurz sagen welches das Resultat war. Die weitaus meisten Pflanzen standen betreffs ihrer Eigenschaften zwischen *Rumex Thellungii* und *Rumex obovatus*. Eine Pflanze war sehr deutlich ein *maritimus*-Bastard. Es waren verschiedene extravagante Typen und ihre Eigenschaften machten eine Bestäubung der Mutterpflanze durch eine dritte Art durchaus nicht wahrscheinlich. Die Resultate kamen in der Hauptsache überein mit denen, die ich erhalten hatte mit *Rumex acutus*. Ich hatte jedoch beim Versuch mit *Rumex Thellungii* viel grössere Gewissheit betreffs der Bestäubung.

\* \* \*

*Rumex dentatus* und *Rumex obovatus* sind beide einjährige Arten aus der Verwandtschaft des *Rumex pulcher*. Ihr Hauptstengel steht aufrecht und ist zumal an der Basis verästelt. Die Wurzelblätter sind verkehrt-eiförmig bis länglich und haben eine stumpfe Spitze und eine schwach-herzförmige Basis. Die Beblätterung der Blütenknäuel setzt sich fort bis an die Stengelspitzen. Die Fruchtklappen sind eiförmig bis dreieckig, etwa 4 mm lang, und haben alle 3 deutliche Schwielen. Die Blütenstiele sind nicht lang, und daher sind die Blütenknäuel gedrun- gen.

Der *Rumex dentatus* unterscheidet sich vom *Rumex obovatus* durch folgende Eigentümlichkeiten. Die Farbe der Blätter ist heller grün und die Nerven sind niemals rot oder violett. Die Blätter sind weniger fleischig. Die Wurzelblätter sind länglich bis verkehrt-eiförmig. Die oberen Blätter haben die grösste Breite unterhalb der Mitte und haben eine plötzlich verschmälerte Basis. Die unteren Stengelzweige stehen

schräg ab. Die ganze Pflanze hat beim Anfang der Blüte eine kegelförmige Gestalt, später wird dieselbe zylindrisch; die Pflanze ist dann ein Busch von parallel aufstehenden Stengeln. Die Zweige sind sehr schlank, die Fruchtrauben über ihre ganze Länge unterbrochen, in der Nähe der immer fortwachsenden Spitze dünner. Die Fruchtklappen sind dreieckig, ziemlich spitz, etwa 4 mm lang und an der Basis 4 mm breit, mit je 3 oder 4 Zähnen an beiden Seiten. Die Zähne sind etwa  $1\frac{1}{2}$  mm lang. Die Schwielen des Perigons sind glatt oder schliesslich am Rande gerunzelt. Die Höhe der ganzen Pflanze ist schliesslich ungefähr 75 cm (wenigstens in meinem Garten im Jahre 1923).

Der *Rumex obovatus* unterscheidet sich hingegen vom *Rumex dentatus* durch folgende Eigentümlichkeiten. Die Blattfarbe ist dunkelgrün, ein wenig bläulich; der Mittelnerv und die dicksten Seitennerven sind oft violett. Die Blätter sind deutlich fleischig. Die Wurzelblätter sind fast immer verkehrt-eiförmig. Die oberen Blätter haben die grösste Breite in der Mitte und eine allmählich verschmälerte Basis. Die unteren Seitenzweige stehen weit aus und sind nach der Spitze aufgebogen. Die ganze Pflanze hat im Anfang der Blüte eine kurz-kegelförmige, später eine halbkugelförmige Gestalt. Die Zweige sind kürzer und dicker als beim *Rumex dentatus*. Die Fruchtrauben sind am Ende meistens ununterbrochen, an der bald zu wachsen aufhörenden Spitze oft dicker, bisweilen ein wenig keulenförmig. Die Fruchtklappen sind eiförmig, spitz oder stumpf, etwa 5 mm lang, an der Basis etwa 3 mm breit mit je 3 bis 5 Zähnen an beiden Seiten. Die Zähne sind etwa 2 mm lang. Die Schwielen sind dicker als beim *Rumex dentatus*, sehr uneben, anfangs schaumartig, später in ausgetrocknetem Zustande warzig. Die Höhe der ganzen Pflanze ist schliesslich  $\pm$  40 cm (ebenfalls in meinem Garten im Jahre 1923).

*Rumex Thellungi* verhält sich zu seinen Stammeltern in folgender Weise. Die Blattfarbe ist wie beim *Rumex obovatus*, vielleicht ein wenig heller, aber immer bläulicher als beim *Rumex dentatus*. Die Blätter sind fast so fleischig wie beim *Rumex obovatus*. Auch die Form der Blätter ist wie beim *Rumex obovatus*. Die Zweige stehen weiter ab als beim *Rumex dentatus*, fast wie beim *Rumex obovatus*; später wachsen sie jedoch an der Spitze weiter und wird die Tracht fast wie beim *Rumex dentatus*; nicht jedoch die Farbe, die Beblätterung und die Form der Perigone. Die Zweige sind lang und schlank, jedoch ein wenig grober wie beim *Rumex dentatus*; die Fruchtrauben sind fast bis zur Spitze

unterbrochen, selten an der Spitze etwas mehr gedrunken, und wachsen immer an der Spitze weiter. Die Fruchtklappen sind fast wie beim *Rumex obovatus*, aber dreieckiger und spitzer. Die Zähne sind ebenfalls wie beim *Rumex obovatus*. Die Schwielen sind sehr uneben, gerade wie beim *Rumex obovatus*, aber nicht so dick, auch nicht an den ganz entwickelten, fruchttragenden Perigonien. Während *Rumex dentatus* und *Rumex obovatus* ganz fertil sind, ist *Rumex Thellungii* sehr wenig fertil: an jedem Zweig finden sich höchstens einzelne völlig entwickelte Früchte. Die Höhe der Pflanze ist schliesslich wie beim *Rumex dentatus*; durch die Schlaffheit, das wiederholte Umfallen und Sichwiederaufrichten der Stengel und die sekundäre Entwicklung von Zweigen ist die Tracht schliesslich sehr unordentlich.

\*   \*  
\*   \*

Nun folgt eine kurze Beschreibung der 29 Nachkommen von einer der *Thellungii*-Pflanzen, welche ich 1922 aus *Rumex obovatus* erhielt (Nummer 4322 bis 4350 meines Herbars). Ich habe jedesmal nur die Eigenschaften erwähnt, die zu einem Vergleich mit der Mutterpflanze und mit den Stammarten dieser Mutterpflanze nötig waren.

*Pflanze 1.* Diese ist fast ganz wie *Rumex Thellungii*. Die Zweige sind feiner, mindestens so fein wie beim *Rumex dentatus*. Die Pflanze ist noch weniger fertil als *Rumex Thellungii*: an der ganzen Pflanze sind nur einzelne fruchttragende Perigone zu entdecken.

*Pflanze 2. Extravagante Pflanze.* Diese ist viel kleiner als *Rumex dentatus*, *obovatus* und *Thellungii*, etwa 35 cm hoch, in allen Teilen viel feiner und kleiner. Aus der Rosette haben sich keine Seitenstengel gebildet; dadurch stehen die untersten Zweige, die ungefähr 1 cm über dem Boden entspringen, schräg aus. Die Pflanze ist noch weniger fertil als die Mutterpflanze. Uebrigens sieht sie dem *Rumex Thellungii* ähnlich. Die abweichenden Eigenschaften sind nicht durch Kreuzung mit einer dritten Art zu erklären.

*Pflanze 3. Extravagante Pflanze.* Wie *Rumex Thellungii*, aber im Gegensatz zu der Mutterpflanze und ihren Stammarten sehr wenig verzweigt. Der Hauptstengel trägt an der Basis keine Seitenzweige, weiter hinauf nur 3 kräftige Zweige und einen sehr kleinen. Die 3 grösseren Zweige sind gerade und kräftig wie beim *Rumex Thellungii*; der grösste hat wiederum 2 Seitenzweige. Diese Abweichungen kommen bei keiner einzigen mir bekannten *Rumex*-Art vor.



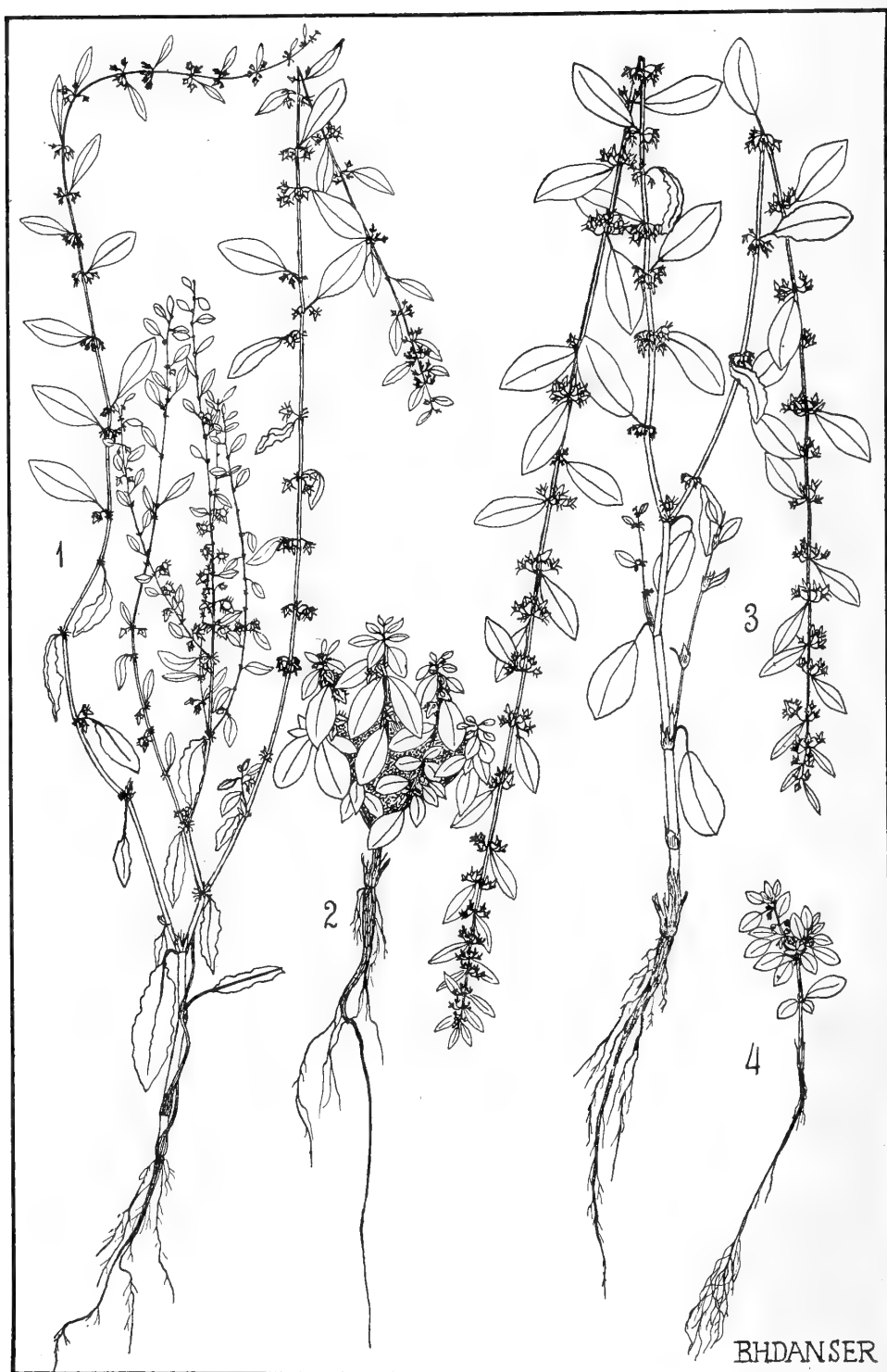
*Pflanze 4.* Diese ist fast ganz wie *Rumex Thellungii*, nur sind die Stengel zum Teil ein wenig kürzer, die Trauben ein wenig dichter. Dadurch sieht die Pflanze dem *Rumex obovatus* etwas ähnlicher.

*Pflanze 5. Sehr extravagante Pflanze.* Obgleich diese Pflanze, ebenso wie die anderen, am 26. Mai in meinem Garten ausgepflanzt und erst am 8. September für mein Herbar gesammelt worden ist, hat sie eine Höhe von etwa 7 cm erreicht. Sie hat einen Hauptstengel und 5 unverästelte, kleine Zweige, von welchen der unterste ungefähr 1 cm über dem Boden entspringt. Die Stengel sind von der Basis bis zur Spitze mit kleinen, verkehrt-eiförmigen Blättchen besetzt; von diesen Blättchen sind die unteren etwa  $1\frac{1}{2}$  cm, die oberen etwa  $\frac{1}{2}$  cm lang. Die Stengelglieder sind so kurz, dass die Blüten unter den Blättern verborgen sind. Die Blüten sind zum grössten Teil steril, einzelne Perigone jedoch sind ganz entwickelt. Die Fruchtklappen sind schliesslich wie beim *Rumex obovatus*, jedoch stumpfer. Die Abweichungen von den beiden Stammarten sind mir bei keinem einzigen *Rumex* bekannt. Vgl. Fig. IV, 2.

*Pflanze 6.* Die Tracht dieser Pflanze war anfangs wie beim *Rumex obovatus*, wurde jedoch später, als sich sekundäre Seitenzweige entwickelten, wie beim *Rumex Thellungii*. Auch die Perigone sind wie bei der Mutterpflanze. Die Pflanze sieht ein wenig fertiler aus als die Mutterpflanze.

*Pflanze 7. Extravagante Pflanze.* Diese vereinigt in sich die unerklärlichen Abweichungen der Pflanzen 2 und 3. Sie ist näml. zart und wenig verzweigt. Der Hauptstengel ist noch nicht 23 cm lang, an der Spitze haarfein; er trägt 5 Zweige, von denen der unterste 5 cm über dem Boden entspringt. Die ganze Pflanze ist 37 cm hoch. Die Abweichungen sind nicht durch Kreuzung mit einer dritten Art zu erklären. Die Fruchtklappen sind überdies nur 3 mm lang. Vgl. Fig. IV, 1, pag. 194.

*Pflanze 8. Die extravaganteste Pflanze.* Diese, welche am 26. Mai in meinem Garten ausgepflanzt wurde, trieb schon Anfang Juni einen Stengel und war am 8. September nur 5 cm hoch. Der Hauptstengel ist 4 cm lang und hat in einer Entfernung von 1 cm von der Spitze nur ein 2 cm langes Zweiglein. Die mittleren Stengelblätter sind noch nicht 1 cm lang, die oberen noch nicht ein halbes cm. Alle Blätter sind rundlich-elliptisch. In sämtlichen Achseln der Blätter sitzen etwa 20—30 Blüten, die sich nach der Blüte nicht weiter entwickelt haben. Dieser Zwerg ist natürlich nicht durch Kreuzung mit einer dritten Art zu erklären. Vgl. Fig. IV, 4 pag. 194.



Figur IV. Vier extravagante Nachkommen des *Rumex Thellungii* (*R. dentatus* × *obovatus*), auf  $\frac{1}{2}$  der nat. Grösse.

- |            |    |        |      |        |          |
|------------|----|--------|------|--------|----------|
| 1. Pflanze | 7, | Nummer | 4328 | meines | Herbars. |
| 2.         | „  | 5,     | „    | 4326   | „ „      |
| 3.         | „  | 18,    | „    | 4339   | „ „      |
| 4.         | „  | 8,     | „    | 4329   | „ „      |

*Pflanze 9.* Diese ähnelt einem *Rumex Thellungii* mit kräftigen, geraden, weniger langen Zweigen. Sie ist fertiler als *Rumex Thellungii*, hat am Ende ununterbrochene Trauben und nach der ersten Blüte hat sie nur wenige sekundäre Seitenzweige entwickelt. Sie steht also dem *Rumex obovatus* ein wenig näher.

*Pflanze 10.* Diese sieht ganz aus wie die Mutterpflanze.

*Pflanze 11.* Diese hält die Mitte zwischen *Rumex Thellungii* und *Rumex obovatus*, sieht jedoch dem letzteren ähnlicher. Auch ist sie fertiler als *Rumex Thellungii*. Die entwickelten Perigone sind denen des *Rumex obovatus* sehr ähnlich.

*Pflanze 12.* Diese ist ein Bastard der Mutterpflanze mit *Rumex maritimus*, also *Rumex (obovatus + dentatus) + maritimus*. Sie wuchs schon in sehr jungem Zustande durch schmalere Blätter von den andern ab. Später wurde sie immer mehr *maritimus*-artig. Schliesslich wurde sie eine grosse, reich verästelte Pflanze, die ganz wie ein *Rumex Kloosii* (*R. dentatus*  $\times$  *maritimus*), oder wie ein *Rumex Didericae* (*maritimus*  $\times$  *obovatus*) aussah. Wenn ich zwischen diesen zwei Bastarden wählen müsste, möchte ich sagen, die Pflanze sähe in betreff ihrer Feinheit am meisten dem *Rumex Kloosii* ähnlich. Dies würde darauf hinweisen, dass die Eizelle, aus welcher die Pflanze entstanden ist, mehr *dentatus*-Merkmale als *obovatus*-Merkmale besessen hat, was auch sehr wohl möglich ist.

*Pflanze 13.* Diese sieht einem *Rumex obovatus* mit geraden, schlanken, aufstehenden Zweigen ähnlich. Sie ist fertiler als *Rumex Thellungii* und hat weniger sekundäre Zweige.

*Pflanze 14.* Diese hält, ebenso wie die Mutterpflanze, die Mitte zwischen *Rumex obovatus* und *Rumex dentatus*, kombiniert jedoch die Eigenschaften dieser Arten in anderer Weise. In Bezug auf gewisse Eigenschaften steht sie, verglichen mit *Rumex Thellungii*, dem *Rumex obovatus* näher, in Bezug auf andere Eigenschaften jedoch dem *Rumex dentatus*. So sind, zum Beispiel, die völlig entwickelten Fruchtklappen so klein und schmal wie beim *Rumex dentatus* und haben gleich kleine Schwielen; übrigens aber sind die Perigone wie beim *Rumex obovatus*. Die Trauben sehen feiner aus als beim *Rumex dentatus*. Dies mag jedoch auf die mangelhafte Entwicklung der Perigone zurückzuführen sein. Die Pflanze hat mehr als einen Stengel, von denen jeder viele gerade, schräg ausstehende Zweige hat. In Gegensatz zu *Rumex Thellungii* und *Rumex dentatus* wachsen die Stengel nicht lange weiter. Die Trauben

sind denn auch am Ende ununterbrochen, was wieder an *Rumex obovatus* erinnert. Alles in allem sieht die Pflanze mehr als die Mutterpflanze dem *Rumex dentatus* ähnlich und dies dürfte darauf hinweisen, dass sie entstanden ist durch Selbstbestäubung der Mutterpflanze.

*Pflanze 15.* Diese sieht ganz aus wie die Mutterpflanze.

*Pflanze 16. Extravagante Pflanze.* Sie sieht am meisten der Pflanze 2 ähnlich, ist aber weniger verzweigt. Auch ähnelt sie der Pflanze 7, ist jedoch verzweigter. Siehe weiter die Bemerkungen zu diesen Pflanzen. Der Hauptstengel ist 47 cm lang, 2 Zweige erreichen eine Höhe von 33 cm, die andern sind noch kürzer. Es finden sich nur einzelne entwickelte Perigone und diese sind nicht grösser als die des *Rumex dentatus*.

*Pflanze 17.* Diese hält betreffs ihrer Eigenschaften die Mitte zwischen *Rumex Thellungii* und *Rumex obovatus*. Die Zweige stehen auf, wie beim *Rumex Thellungii*, wachsen jedoch nicht so lange weiter. Einzelne Trauben sind am Ende sogar ununterbrochen. Die Beblätterung ist wie beim *Rumex Thellungii*, die Perigone sind jedoch wie beim *Rumex obovatus*, nur sind sie spitzer. Die Pflanze sieht fertiler aus als die Mutterpflanze.

*Pflanze 18. Extravagante Pflanze.* Diese ist ebenso fein wie Pflanze 2, jedoch weniger fein als Pflanze 7 und noch weniger verzweigt. Es ist ein 45 cm hoher Hauptstengel; dieser trägt in einer Entfernung von 1 dm vom Boden einen 26 cm langen Zweig, darunter noch 2 sehr dünne kleine Seitenzweige, die nur einige cm lang sind. Die Perigone sind ebenso gross wie beim *Rumex dentatus*. Hinsichtlich der übrigen Eigenschaften ist die Pflanze wie die Mutterpflanze. Vgl. Fig. IV, 3, pag. 194.

*Pflanze 19.* Diese hält betreffs ihrer Eigenschaften die Mitte zwischen *Rumex Thellungii* und *Rumex obovatus*, jedoch in eigentümlicher Weise. Die Pflanze hat 4 kräftige Stengel. Wahrscheinlich sind es ein Hauptstengel nebst 3 Seitenstengeln, die sich aus der Rosette entwickelt haben und die dem Hauptstengel fast gleich sind. Von diesen 4 Stengeln ist einer unverzweigt, 2 haben 3 kräftige Zweige, der 4. hat 4 Zweige. Bemerkenswert ist die geringe Anzahl Zweige, trotz ihrer übrigens kräftigen Entwicklung. Die 4 Stengel stehen aufrecht, ihre Zweige sind gerade und stehen nur wenig aus. Die Pflanze sieht viel fertiler aus als *Rumex Thellungii*, ist jedoch weniger fertil als *Rumex obovatus*. Die Form der Perigone ist wie beim *Rumex obovatus*, die Trauben sind jedoch viel schlanker, fast bis zur Spitze unterbrochen.

*Pflanze 20.* Diese hält betreffs ihrer Merkmale die Mitte zwischen

*Rumex Thellungii* und *Rumex obovatus* und steht sogar dem *Rumex obovatus* näher, ist aber fast völlig steril. Sie zeigt eine Neigung zu verschiedenen Unregelmässigkeiten. Zumal die Verzweigung ist unregelmässig. Die Verkürzung der Stengelglieder gegen das Ende der Stengel hin geht nicht allmählich, sondern plötzlich vor sich und einige Stengelspitzen sind durch einen Knäuel angehäufter, teilweise monströs entwickelter Perigone gekrönt.

*Pflanze 21. Extravagante Pflanze.* Diese ähnelt am meisten der Pflanze 14, zeigt aber einige sonderbare Eigenschaften. Ebenso wie Pflanze 14 vereinigt sie Eigenschaften des *Rumex obovatus* und des *Rumex dentatus*, jedoch in anderer Weise wie die Mutterpflanze. Zumal die langen, schlanken Zweige, die regelmässige Entwicklung der Trauben, deren Blütenknäuel zum grössten Teil auseinandergerückt, nur gegen die Spitze hin mehr oder wenig zusammengedrängt sind, und die Perigone, die nicht grösser sind als die des *Rumex dentatus*, erinnern stark an Pflanze 14. Einen Unterschied bilden jedoch die viel weiter ausstehenden Zweige. Der Hauptstengel zeigt eine Eigenschaft, die beim *Rumex obovatus* oder beim *Rumex dentatus* nicht vorkommt: der obere Teil des Hauptstengels oberhalb des obersten Zweiges ist seitwärts umgebogen. Diese Eigenschaft findet man oft beim *Rumex pulcher*, weniger oft beim *Rumex conglomeratus*. Die Pflanze gleicht übrigens nicht einem *Rumex conglomeratus* und an ein Herüberwehen von Pollen aus wenigstens Hunderte von Metern entfernten Pflanzen braucht man also nicht zu denken. Dem *Rumex pulcher* war die Pflanze nicht unähnlich; es war aber nicht möglich, dass die Mutterpflanze durch diese Art bestäubt worden war. Ich hatte *Rumex pulcher* schon seit 2 Jahren nicht in meinem Garten und seit dem Jahre 1916 nicht mehr blühend im botanischen Garten gesehen. *Rumex pulcher* verwildert fast nie, denn sie ist zweijährig und überwintert ohne besondere Pflege fast nie als Rosette. Ausserdem durchkreuze ich den Amsterdamer botanischen Garten jeden Sommer zu oft, als dass eine blühende *pulcher*-Pflanze mir entginge, zumal da unser botanischer Garten ziemlich klein ist und sehr tüchtig gejätet wird. Es gibt jedoch mehr Gründe, weshalb es mir nicht in den Sinn wollte, dass die Vaterpflanze ein unbemerkter *Rumex pulcher* wäre. An erster Stelle sind viele *pulcher*-Merkmale intermediär zwischen *dentatus*- und *obovatus*-Merkmalen. So hat z. B. *Rumex dentatus* lange, unterbrochene, aufstehende Fruchttrauben, *Rumex obovatus* kürzere, ausstehende, gegen das Ende hin un-

unterbrochene, dichte Fruchtrauben; *Rumex pulcher* hingegen lange unterbrochene, aber ausstehende. Die entwickelten Perigone des *Rumex pulcher* stimmen in Bezug auf die Form am meisten mit denen des *Rumex obovatus* überein, sind jedoch oft nicht grösser als die des *Rumex dentatus* und die Schwielen sind höchstens so dick wie die des *Rumex dentatus* und, soweit mir bekannt ist, nie so dick wie die des *Rumex obovatus*. Überdies würden, wenn *Rumex pulcher* die Vaterart der Pflanze 21 wäre, die *pulcher*-Merkmale viel stärker ausgeprägt sein, als in Wirklichkeit der Fall war.

Die umgebogene Stengelspitze, nebst einigen *pulcher*-Merkmalen, die intermediär sind zwischen den entsprechenden Merkmalen von *Rumex dentatus* und *Rumex obovatus*, geben der Pflanze 21 jedoch ein *pulcher*-artiges Aeusseres.

*Pflanze 22. Extravagante Pflanze.* Diese stimmt in hohem Grade mit der Pflanze 2 überein, ist jedoch kräftiger und etwa 40 cm hoch. An Stärke nähert sie sich dem *Rumex dentatus*, in der Tracht dem *Rumex obovatus*. Zudem haben sich aus der Stengelbasis viel mehr Stengel entwickelt als beim *Rumex Thellungii*. An den Spitzen einiger Zweige finden sich Knäuel teilweise deformierter Perigone. Die wenigen fruchttragenden Perigone sind nicht grösser als beim *Rumex dentatus*.

*Pflanze 23.* Diese stimmt fast völlig mit der merkwürdigen Pflanze 14 überein, ist jedoch weniger reich an Stengeln und die Stengel sind weniger reich verzweigt. Dadurch macht die Pflanze einen regelmässigeren, angenehmeren Eindruck und ähnelt weniger dem *Rumex Thellungii*, die durch fortwährende Entwicklung neuer Zweige immer unregelmässiger wird.

*Pflanze 24.* Diese ähnelt sehr der vorigen und der Pflanze 14, steht aber durch die weniger zarten, gebogenen Zweige um die etwas dickeren Trauben dem *Rumex obovatus* näher. Auch hat sie neue Zweige gebildet, nachdem die zuerst gebildeten erwachsen waren.

*Pflanze 25.* Diese steht betreffs ihrer Eigenschaften zwischen den Pflanzen 24 und 14, ist aber kleiner. Sie hat nur 4 Stengel. Diese haben jedoch mehrere Zweige.

*Pflanze 26.* Diese ähnelt am meisten der Mutterpflanze, steht jedoch durch die nicht so lange weitwachsenden Zweige, die dichter Trauben und die grössere Fertilität dem *Rumex obovatus* näher.

*Pflanze 27. Extravagante Pflanze.* Diese ist wie Pflanze 2, ist aber in allen ihren Teilen kleiner und feiner. Der Hauptstengel ist etwa 22 cm

lang, die Seitenstengel höchstens 17 cm. An der Pflanze sind nur einige entwickelte Perigone; diese sind aber steril, etwa 3 mm lang und sind kleinen, spitzen *obovatus*-Perigonen ähnlich.

*Pflanze 28.* Diese sieht in hohem Grade Pflanze 26 ähnlich, ist aber betreffs der Form der Perigone fast dem *Rumex obovatus* gleich. Auch sieht sie fertiler aus als die Mutterpflanze. Sie scheint mir die fertilsten Pflanze der ganzen Aussaat zu sein. Die Trauben sind anscheinend normal entwickelt; bei näherer Untersuchung erweisen sich jedoch die meisten als steril.

*Pflanze 29.* Diese Pflanze ist der Mutterpflanze beinahe gleich.

\* \* \*

Dieser Aussaatversuch hat schönere und zuverlässigere Resultate ergeben als alle anderen. Mit Ausnahme der 10 mehr oder weniger extravaganten Pflanzen waren die Resultate so wie ich erwartete.

In der Aussaat war nur ein *maritimus*-Bastard (Pflanze 12), obgleich ein grosses Beet mit *Rumex maritimus* sich gleich neben dem Beete mit *Rumex obovatus* und seinen Bastarden befand.

Die meisten Pflanzen hielten hinsichtlich ihrer Eigenschaften die Mitte zwischen *Rumex Thellungii* und *Rumex obovatus* und es war nicht immer leicht zu sagen, welchem von diesen 2 die Pflanzen am meisten ähnelten (1, 4, 10, 15, 29). Grössere Aehnlichkeit mit *Rumex obovatus* zeigten deutlich 6, 9, 11, 13, 17, 19, 20, 24, 26 und 28. Eine dritte Gruppe war wiederum intermediär zwischen *Rumex dentatus* und *Rumex obovatus*, jedoch in anderer Weise wie *Rumex Thellungii*, näml. 14, 23 und 25.

Bemerkenswert ist hierbei, dass die Pflanzen, die am meisten der Mutterpflanze ähnelten, ebenso steril waren wie diese (4, 10, 15, 29), während eine (1) noch steriler war. Unter den Pflanzen, die dem *Rumex obovatus* näher standen, gab es eine (20) die steriler war als die Mutterpflanze. Die anderen sind alle fertiler und es besteht auch ein Zusammenhang zwischen der Fertilität und der Aehnlichkeit mit *Rumex obovatus*, denn im Allgemeinen sind die Perigone umso besser entwickelt, je grösser die Aehnlichkeit mit *Rumex obovatus* ist.

Die dritte der genannten Gruppen (14, 23, 25) ist im Allgemeinen fertiler als die Mutterpflanze.

Bemerkenswert ist weiter die grosse Anzahl extravagante Pflanzen, näml. 10 von den 29, also mehr als  $\frac{1}{3}$  der gesamten Anzahl. Von diesen Pflanzen ist Nummer 21 mit den *pulcher*-Merkmalen, schon ausführ-

lich besprochen worden. Sie zeigt, dass im *Rumex obovatus* oder im *Rumex dentatus* das Merkmal der umgebogenen Stengelspitze latent ist. Dies ist darum bemerkenswert, weil im *Rumex ogulinensis* (*R. obtusifolius* × *pulcher*), den ich im § 6 des II. Abschnittes besprochen habe, die Stengelbiegung dominant war.

Unter den 9 andern extravaganten sind nur 2 echte Zwerge, näml. 8 und 5. Wenn diese echten Zwerge nicht dagewesen wären, so hätte man bei den andern kleinen Pflanzen vielleicht gedacht, ihre mangelhafte Entwicklung käme daher, dass sie von den andern Pflanzen überwachsen wären, oder andere äussere Umstände hätten ihre Entwicklung gehemmt. Nun ist jedoch ersichtlich, dass zwischen diesen echten Zwergen und den normalen Pflanzen eine ganze Uebergangsreihe besteht. Diese Reihe geht von 8 und 5 über 27, 7, 16, 18, 2 und 22 zu den *Thellungii*-artigen Pflanzen: 1, 4, 10, 15, 29; oder zur Gruppe 14, 23, 25, die dieser sehr ähnlich ist. Schliesslich haben wir die Pflanze 3, die durch sehr geringe Verzweigung abweicht, die jedoch kein Zwerg genannt werden kann. Auch diese Pflanze steht nicht allein, denn dieselbe geringere Verzweigung finden wir bei 7 und 18, welche Pflanzen man überdies zu den Zwergen rechnen kann. Mit diesen Pflanzen ist auch noch 16 zu vergleichen, welche dieselbe Eigentümlichkeit in geringerem Grade zeigt. Zu den wenig verästelten Pflanzen will ich bemerken, dass ihre abweichende Tracht wahrscheinlich vom *Rumex deniatus* stammt, denn diese Art zeigt auf magerem Boden bisweilen dieselbe Tracht. Bei meiner Aussaat war jedoch von magerem Boden nicht die Rede. Eine andere, unsichtbare Eigenschaft, die wahrscheinlich vom *Rumex obovatus* stammt, muss hier dieselbe Erscheinung hervorgerufen haben.

Von den erwähnten Abweichungen ist keine einzige durch Bastardierung mit einer in der Nähe befindlichen Art zu erklären.

#### IV. ABSCHNITT. ZUSAMMENFASSUNG UND BESPRECHUNG DER RESULTATE

##### § 1. ZUSAMMENFASSUNG DER RESULTATE

Im I. Abschnitt setzte ich auseinander, was hinsichtlich der *Rumex*-Bastarde den Systematikern und Floristen schon bekannt war. Mit diesen Pflanzen war aber noch nie ein Aussaatversuch angestellt worden. Nur der Holländer DE BRUYN erwähnt, dass er Früchte des *Rumex*



*acutus* gesät habe, ohne daraus je eine Nachkommenschaft erhalten zu haben.

Dennoch machen die Auseinandersetzungen über die *Rumex*-Bastarde, auch ohne Aussaatversuche, meines Erachtens einen durchaus wahrscheinlichen Eindruck. Ich will hier die Hauptsachen noch einmal hervorheben.

Die Untergattung *Lapathum* der Gattung *Rumex* kann man einteilen in eine grosse Anzahl (wahrscheinlich mehrere Hunderte) scharf getrennter Arten. Diese Arten sind zum Teil ziemlich einförmig, zum Teil sehr polymorph (z. B. *Rumex obtusifolius*). Die sehr vielförmigen Arten hat man mehrmals zu spalten versucht; Reihen von Zwischenformen brachten jedoch die Systematiker dazu, alle diese verschiedenen Formen unter einen binären Namen zusammenzufassen.

Zwischen diesen Arten treten scharf gekennzeichnete, der Hauptsache nach intermediäre Bastarde auf. Diese verwischen die Artgrenzen jedoch nicht. Sie sind durch ihre Sterilität oder durch ihre wenigstens stark herabgesetzte Fertilität als Bastarde kenntlich. Sie pflanzen sich offenbar äusserst selten durch Samen fort, denn sie haben nie eine eigene geographische Verbreitung und man findet sie fast immer in der nächsten Umgebung der Stammarten. Zu wiederholten Malen hat man sogenannte Tripelbastarde, d. h. Kreuzungen von Bastarden mit einer dritten Art, beschrieben [11 und 21], aber auch wiederholt ihre Existenz verworfen [10, 18 und 21]. Andere Forscher glauben wohl an ihre Existenz, wagen sich aber nicht an ihre Unterscheidung [20].

Eigenschaften, die man bei den Stammarten nicht vorfindet, kommen bei den Bastarden oft vor. An erster Stelle die Sterilität und ihre Folgen: eine abnorm reiche Bildung von Stengeln, abnorm lang weiterwachsende Trauben.

Weiter kommen Eigenschaften vor, die nur scheinbar neu sind und die man auf eine Kombination von Eigenschaften der Stammarten, die einzeln nicht auffallen, zurückzuführen hat.

Schliesslich will ich noch einmal besonders betonen, dass die *Lapathum*-Bastarde gegenwärtig nicht als Ausnahme betrachtet werden, sondern dass ihre Existenz fast als Regel gilt. Keine einzige Bastardkombination zweier *Lapathum*-Arten kommt dem *Rumex*-Kenner unmöglich vor. Andererseits jedoch ist noch gar nicht die Möglichkeit aller Bastardkombinationen nachgewiesen worden. Von der grösseren oder geringeren Aehnlichkeit der 2 Arten scheint dies nicht abzuhängen, denn

die in Europa gemeinsten Bastarde sind nicht gerade Bastarde zwischen nahe verwandten Arten: *Rumex acutus* (*R. crispus*  $\times$  *obtusifolius*), *Rumex Schulzei* (*R. conglomeratus*  $\times$  *crispus*), *Rumex Areschougii* (*R. crispus*  $\times$  *paluster*), *Rumex Steinii* (*R. obtusifolius*  $\times$  *paluster*). Hierüber können wir jedoch noch nicht viel sagen, denn die Anzahl der möglichen und wirklich existierenden Bastarde ist ohne Zweifel viel grösser als die Anzahl der bekannten.

Für eine Uebersicht der verschiedenen schon beschriebenen Bastarde betrachte man die Fig. I, pag. 150. Diese Uebersicht enthält einerseits ohne Zweifel unrichtige Angaben, wird aber andererseits nicht vollständig sein.

Dass die *Rumex*-Kenner bei der Beschreibung von *Rumex*-Bastarden im Allgemeinen vorsichtig gewesen sind, ist u. m. daraus ersichtlich, dass bis heute mit Gewissheit noch keine Bastarde von *Lapatha* mit *Rumices* aus andern Untergattungen erwähnt worden sind. Die wenigen, die ASCHERSON und GRÄBNER erwähnen [1], sind *Rumex alpinus*  $\times$  *arifolius* und *Rumex Acetosa*  $\times$  *alpinus*. Diese beiden sollen nur einmal gefunden sein und sind sehr ungenügend beschrieben worden, zudem von Botanikern, die sich nicht besonders mit *Rumex* befasst haben. Ich zweifle denn auch sehr an ihrer Existenz.

In den Paragraphen 1 bis 7 des II. Abschnittes zählte ich die Aussaatversuche her, bei denen ich spontane Bastarde erhielt. Aus *Rumex domesticus* erhielt ich 2 Bastarde, näml. den mit *Rumex crispus* und den mit *Rumex obtusifolius*. Aus *Rumex crispus* erhielt ich dreimal den Bastard mit *Rumex obtusifolius*, einmal in 4 Exemplaren, zweimal in einem Exemplar. Aus *Rumex stenophyllus* erhielt ich den Bastard mit *Rumex crispus*. Aus *Rumex conglomeratus* erhielt ich den Bastard mit *Rumex obtusifolius*. Aus *Rumex pulcher* erhielt ich ebenfalls den Bastard mit *Rumex obtusifolius*. Aus *Rumex dentatus* erhielt ich den Bastard mit *Rumex maritimus*. HENRARD erhielt überdies aus *Rumex Hydrolapathum* den Bastard mit *Rumex crispus* und, ebenso wie ich, aus *Rumex domesticus* die Bastarde mit *Rumex crispus* und *Rumex obtusifolius*.

Diese Versuche lehrten mich nichts Neues, vergrösserten jedoch nur die Gewissheit dessen, was wir schon betreffs der *Rumex*-Bastarde wussten.

Den Aussaatversuch mit *Rumex dentatus*, wobei ich 2 Exemplare des *maritimus*-Bastardes erhielt, wiederholte ich in grösserem Massstab

und da erhielt ich 4 *maritimus*-Bastarde und 5 *obovatus*-Bastarde. Letztere hatte ich kaum erwartet. Ich hatte hingegen eine *dentatus*-Aussaart aus welcher ich *maritimus*- und *obovatus*-Bastarde erwartete, und die mir nur einen *maritimus*-Bastard erbrachte.

Aus einer *obovatus*-Aussaart, die ich absichtlich zu diesem Zweck ausgesät hatte, erhielt ich 5 *maritimus*- und 5 *dentatus*-Bastarde.

Diese Versuche passen vollkommen in den Rahmen dessen, was wir bereits wussten, und verschaffen uns darüber wieder grössere Gewissheit.

Den Bastard *Rumex Thellungii* (*R. dentatus*  $\times$  *obovatus*) erhielt ich aus beiden Stammarten, jedoch in verschiedenen Jahren, sodass eine genaue Vergleichung nicht möglich war. Ich erblickte jedoch zwischen den reziproken Bastarden keinen Unterschied. Auch dieses Ergebnis hatte ich erwartet.

Im III. Abschnitt folgen dann die Versuche, die etwas Neues lehren: 9 Bastarde, die untersucht werden, erweisen sich als nicht völlig steril. Von 6 derselben kam die Nachkommenschaft zur Blüte und zeigte mehr oder weniger deutlich, wie die Nachkommenschaft der Bastarde sich in der freien Natur betragen könne. *Rumex platyphyllus* (*R. aquaticus*  $\times$  *obtusifolius*) ergab einen Nachkommen, der anders aussah wie die Mutterpflanze, noch steriler war, den man in der freien Natur aber doch als einen *Rumex platyphyllus* erkannt haben würde. *Rumex Mezei* (*R. alpinus*  $\times$  *obtusifolius*) ergab 4 einander fast gleiche Nachkommen, deren Interpretation, ohne die Mutterpflanze zu kennen, nicht möglich gewesen wäre. *Rumex maximus* ergab eine heterogene Nachkommenschaft, die variierte in der Richtung der beiden Stammarten. Extravagante Pflanzen kamen vor. Wenn wir die grossen Unterschiede zwischen den Stammarten berücksichtigen, ist die Heterogenität der Nachkommenschaft des Bastardes doch kleiner, als man erwarten dürfte. *Rumex limosus* (*R. conglomeratus*  $\times$  *maritimus*) ergab gleichfalls eine heterogene, überdies schwache, völlig sterile Nachkommenschaft. *Rumex acutus* hatte die heterogenste Nachkommenschaft, trotz der kleinen Anzahl Exemplare in welcher er gezogen wurde. Eine in der freien Natur gesammelte, weniger sterile Pflanze, die selbst wahrscheinlich ein Spaltungsprodukt eines mit *Rumex obtusifolius* bestäubten *Rumex acutus* war, zeigte in einer Nachkommenschaft von 44 Pflanzen, was eine folgende Generation ergeben könnte.

Alle Resultate werden übertroffen durch die viel sicheren Ergebnisse eines Versuches mit *Rumex Thellungii*. Dieser Bastard, vielleicht teil-

weise selbstbestäubt, jedenfalls aber zum grössten Teil von der Mutterart *Rumex obovatus* bestäubt, ergab:

1. einen Tripelbastard *Rumex (obovatus + dentatus) + maritimus*.
2. Pflanzen, die der Mutterpflanze ähnlich sahen.
3. Pflanzen, die ebenfalls die Mitte hielten zwischen den Stammarten, ihre Merkmale jedoch in anderer Weise kombinierten.
4. Pflanzen, welche die Mitte hielten zwischen der Mutterpflanze und *Rumex obovatus*.
5. extravagante Typen, und unter diesen wieder:
  - a. Zwerge.
  - b. wenig verzweigte Pflanzen.
  - c. Kombinationen von Zwergen und wenig verzweigten Pflanzen.

Die Sterilität dieser Pflanzen war bald grösser, bald kleiner als die der Mutterpflanze, bald war sie der Sterilität der Mutterpflanze gleich. Grössere Fertilität ging oft Hand in Hand mit Annäherung an die eine Stammart: *Rumex obovatus*.

*Rumex Thellungii* zeigt also offenbar, was *Rumex*-Bastarde im Allgemeinen tun, wenn sie sich durch Samen fortpflanzen. Hinsichtlich dieser Resultate ergeben nur *Rumex maximus* und *Rumex Mezei* etwas Neues, näml. geringere Spaltung in der zweiten Bastardgeneration.

## § 2. ÜBER DEN BEGRIFF PAARUNGSGENOSSENSCHAFT ODER SYNGAMEON

Ein Begriff, den ich bei der näheren Behandlung der *Rumex*-Bastarde zuerst besprechen muss, ist der Begriff Paarungsgenossenschaft oder Syngameon.

Lotsy hat das Wort Syngameon zuerst gebraucht in seiner „Quintessence de la théorie du croisement“ [14]. Er sagt a. a. O.:

„Dans la nature les individus se rangent en communautés copulatives ou syngaméons.“

Eine genaue Definition dieses Begriffes hat Lotsy jedoch nicht gegeben, und wenn er das Wort in seiner weitesten Bedeutung gemeint hat, findet sich ein Widerspruch im nächsten Satz:

„Les possibilités de combinaison ne peuvent augmenter que d'une seule façon, savoir par croisement de syngaméons“, etc. (In einer Fussnote: Il va sans dire que le terme „croisement de syngaméons“ n'est qu'une abbréviation de „croisement d'individus appartenant à des syngaméons différents.“)

Hieraus könnte man schliessen, dass LOTSY unter Syngameonten Gruppen von Individuen verstünde, die in der freien Natur mit einander zu paaren pflegen, während Individuen, die nur ausnahmsweise mit einander paaren, zu verschiedenen Syngameonten gehörten.

Wenn wir in den andern Schriften LOTSYS nach einer Definition des Begriffes Syngameon suchen, so stellt sich heraus, dass LOTSY sich nicht immer in derselben Weise hierüber geäußert hat. So sagt er 1919 in seinen „Proeven en beschouwingen over evolutie“ [15, pag. 6] (aus dem Holländischen übersetzt):

„In der Natur vereinigen sich die Individuen zu Paarungsgenossenschaften oder Syngameonten.“

Und in seinen „Cucurbitastrijdvragen“ [16, p. 504] (aus dem Holländischen übersetzt):

„... stehen wir gerade der Tatsache gegenüber, dass ... die von Naudin als Arten zusammengefassten Gruppen scharf von einander getrennte Syngameonten bilden, d. h., dass wohl innerhalb dieser Gruppen vielfach Kreuzung vorkommt, dass jedoch diese „Arten“ mit einander keine Bastarde bilden.“

Und 1921, in „Evolutiefactoren“ [17, pag. 451] (aus dem Holländischen übersetzt):

„Von den zahllosen Individuen verschiedener Konstitution, die auf unsrer Erde vorkommen, pflegen nur gewisse Individuen mit einander zu paaren. Es sind diese Paarungsgenossenschaften, diese Syngameonten, die von den Systematikern als Arten betrachtet werden“ u.s.w.

Und weiter unten:

„Ebensowenig sind — wieder im Gegensatz zum Artbegriff — die Syngameonten permanente Gruppierungen, dagegen ist ihre Existenz nur vorübergehend, weil sie sich, je nach den Umständen, schliessen oder öffnen. Ein einfaches Beispiel möge dies verdeutlichen; vor der Einfuhr der Negerklaven bildeten die Weissen in Amerika ein geschlossenes Syngameon, nach der Ankunft der Neger öffnete es sich um sie aufzunehmen; in ähnlicher Weise bleibt ein Salicetum, das aus dem Syngameon *Salix viminalis* besteht, geschlossen, so lange keine andern Weiden in seiner Nähe wachsen; so bald dies geschieht, öffnet es sich. Dies geschieht mit allen Syngameonten in kürzeren oder längeren Zwischenräumen, soweit sie durch gegenseitige Sterilität nicht permanent für einander verschlossen sind. Die Gruppierung in der Natur ist nicht, wie der Speziesbegriff voraussetzte, permanent, sondern nur temporär“ u.s.w.

Wenn LOTSY unter einem Syngameon wirklich versteht, was die Beispiele des „Salicetums“ und der „Weissen in Amerika vor der Einfuhr der Negersklaven“ deutlich zu machen versuchen, so hat der Begriff Syngameon nur geringen wissenschaftlichen Wert. Wenn näml. der Begriff Syngameon wirklich vollkommen temporär ist, so können zwei Saliceta, die immer geschlossene Syngameonten waren, durch den Flug einer Biene zu einem Syngameon vereinigt werden. Und sobald die Paarung, welche davon die Folge ist, sich vollzogen hat, werden die Saliceta wieder geschlossene Syngameonten bilden. Was soll man von den Syngameonten sagen zu der Zeit, wo die Weiden nicht blühen und Paarung also nicht Statt finden kann? Gibt es dann keine Syngameonten? Bilden dann alle Individuen für sich ein geschlossenes Syngameon? Oder bilden zwei Individuen, die einmal gepaart haben, zeitlebens ein Syngameon? In diesem Falle gehören die Pflanzen, welche noch nie geblüht haben, gewiss zu keinem Syngameon.

Dies hat LOTSY gewiss nicht gemeint, sonst würde er nicht gesagt haben [17, p. 451]: „Es sind diese Paarungsgenossenschaften, diese Syngameonten, die von den Systematikern als Arten betrachtet werden.“ Hat doch kein einziger Systematiker je ein Salicetum des *Salix viminalis*, das für Kreuzung mit andern *Salices* verschlossen war, eine Art genannt, ebensowenig wie die Weissen in Amerika von der Einfuhr der Negersklaven. Auch ist dies aus seinen Aeusserungen über die *Cucurbita*-Arten NAUDINS ersichtlich. Hier zeigt sich aufs deutlichste, dass LOTSY unter Syngameon eine Vereinigung aller Individuen versteht, die mit einander paaren *können*, und dies in der Natur denn auch *dann und wann* tun.

Dasselbe ist ersichtlich aus seiner Besprechung des Begriffes Linneon in „Evolution“ [12, pag. 97]:

„the units within each Linneon form an intercrossing community, while the Linneons themselves usually do not intercross.

Why not?

Because mostly individuals, belonging to different Linneons, have either an aversion to mating or are prevented from mating by isolation, either in space (occurrence in different regions) or in time (different time of flowering or different time of rutting) or by mechanic obstacles (differences in size of the male of the one and the female of the other Linneon, non fitting of the copulating-organs etc.), all this accentuated

by the fact, that in many cases, even if mating occurs, no progeny or a sterile progeny only, results.

*The distinctness of the Linneon is consequently caused by the obstacles against mating of the individuals belonging to different Linneons, which obstacles may be relative obstacles, which can be overcome, such as aversion f. i., or final obstacles, which cannot be overcome: innate sterility as f. i. between many Linneons of the genus Verbascum.*

*Consequently it is nature itself which groups the individuals to Linneons and Linneons are thus something more than mere conceptions of the human mind; it are natural intercrossing communities of differently constituted types."*

Lotsy ist später von der Idee zurückgekommen, dass die Arten der Systematiker (seine Linneonten) mit den Paarungsgenossenschaften (seinen Syngameonten) identisch seien. Er ist später zum anderen Extrem gekommen und hat die Linnéschen Arten bezeichnet als ein künstliches Mittel, die auf der Erde vorkommenden Lebewesen zu katalogisieren, und wahrscheinlich tat er das, weil er fürchtete, man könnte das Wort Syngameon nur als einen neuen Namen für die alte Art betrachten. Er sagt denn auch in „Evolutiefactoren“ [17, pag. 450] (aus dem Holländischen übersetzt):

„die Arten der Systematiker sind keine Arten, sondern nur Gruppierungen einander äusserlich ähnlicher Individuen, sodass diese Gruppen mit einem andern Namen bezeichnet werden müssen; ich habe dafür den Namen Linneon vorgeschlagen.

Die Linneonten erleichtern das Katalogisieren der verschiedenen in der Natur vorkommenden Formen in hohem Grade, weil sie uns eine vorläufige Ordnung nach auffallenden Merkmalen gestatten, etwa in derselben Weise, wie beim Katalogisieren von Münzen die auffallenden Eigenschaften derselben uns nützlich sind bei einer Einteilung in Gold-Silber- und Kupfermünzen. Man glaube jedoch nicht, dass die Einteilung der lebenden Natur in die Arten der Systematiker einen grösseren Wert hätte als diese Einteilung der Münzen."

Zu gleicher Zeit hat Lotsy (wahrscheinlich in derselben Absicht) den Begriff Syngameon weiter vom Begriffe Linneon entfernt, was aus dem, was ich auf Seite 205, Zeile 26 u. f., zitierte, ersichtlich ist; dieses Zitat schliesst sich bei Lotsy dem gerade zitierten an.

Es ist mir hier nur darum zu tun, zu wissen, was wir unter einem Syngameon verstehen dürfen, und ich stelle also fest, dass Lotsy dar-

unter nicht immer dasselbe verstanden hat. Ich bedarf zudem bei meinen weiteren Besprechungen einer näheren Präzisierung dieses Begriffes und schlage darum vor, den Begriff Syngameon in folgender Weise in 4 andere Begriffe zu zergliedern.

I. *Syngameon sensu amplissimo*. Hierunter verstehe ich eine Vereinigung aller Individuen, von welchen man mit Recht erwarten darf, dass sie mit einander zu einer gemeinschaftlichen Erzeugung von Nachkommen im Stande sind; in dem Sinne, dass nicht jedes Individuum mit jedem andren beliebigen Individuum desselben Syngameons dazu im Stande zu sein braucht, sondern jedes Individuum mit mindestens einem andern, dieses wieder mit mindestens einem andern, u.s.w.

So gehören z. B. alle Menschenrassen zu einem Syngameon *sensu amplissimo*, weil man bei dem heutigen Stande der Wissenschaft erwarten darf, dass 2 Individuen aus irgend welchen 2 Rassen (wenn nur von verschiedenem Geschlecht) zu gemeinschaftlicher Fortpflanzung im Stande sein werden. Auch gehören zwei Personen desselben Geschlechts zu einem Syngameon *sensu amplissimo*, weil sie ohne Zweifel mit einer Person des anderen Geschlechts zu einer gemeinschaftlichen Fortpflanzung im Stande sind.

II. *Syngameon sensu amplo*. Hierunter verstehe ich eine Vereinigung aller Individuen, von welchen man mit Recht erwarten darf, dass sie mit einander zu gemeinschaftlicher Erzeugung von Individuen im Stande sind, die ihrerseits wieder in irgend welcher Weise zur sexuellen Fortpflanzung im Stande sind; in dem Sinne, dass nicht jedes Individuum mit jedem andern beliebigen Individuum desselben Syngameons *sensu amplo* dazu im Stande zu sein braucht, sondern jedes Individuum mit mindestens einem andern, dieses wiederum mit wenigstens einem andern, u.s.w. unter demselben Vorbehalt wie bei der vorigen Definition.

III. *Syngameon sensu stricto*. Hierunter verstehe ich eine Vereinigung aller denjenigen Individuen, von welchen man mit Recht erwarten darf, dass sie mit einander zu gemeinschaftlicher Erzeugung von Nachkommen im Stande sind, ohne dass hierbei die Fertilität in wahrnehmbarem Grade herabgesetzt wird; unter demselben Vorbehalt wie bei den vorigen Definitionen.

IV. *Syngameon sensu strictissimo*. Hierunter verstehe ich die Vereinigung aller derjenigen Individuen, von welchen man mit Recht erwarten darf, dass sie mit einander zu gemeinschaftlicher Erzeugung



von Nachkommenschaft im Stande sind, ohne dass hierbei die Fertilität in wahrnehmbarem Grade herabgesetzt wird (unter demselben Vorbehalt wie bei den vorigen Definitionen) und die auch wirklich nicht durch zufällige Ursachen, wie Grösse, Entfernung, Bestäubung in der Knospe, Unterschied in der Blütezeit oder Paarzeit, u.s.w. daran gehindert werden.

Ich will diesen Unterscheidungen keinen bleibenden Wert beimessen, habe sie jedoch nur gegeben, weil ich sie bei meiner weiteren Besprechung der *Rumices* brauche.

### § 3. ÜBER DIE NATÜRLICHE VERWANDTSCHAFT

Wenn ich mich zu den Botanikern rechne, die man Systematiker nennt, tue ich das nicht, weil ich mich für das Auswendiglernen von allerhand Systeme interessiere, oder weil ich gern Pflanzen sammle und trockne für mein Herbar, sondern weil für mich ein grosser Reiz ausgeht von dem, was man gewöhnlich *natürliche Verwandtschaft* nennt. Von LINNÉ an hat wahrscheinlich kein einziger Systematiker gewusst, was er unter natürlicher Verwandtschaft verstanden hat und immer hat es Botaniker gegeben, die ihre beste Zeit auf das Studium der natürlichen Verwandtschaft verwendet haben. Man betrachte nur die Entwicklung der Systeme von LINNÉ bis zu ENDLICHER und die Weiterentwicklung der sogenannten phylogenetischen Systeme von ALEXANDER BRAUN bis zu ENGLER und VON WETTSTEIN, an welcher Entwicklung zahlreiche tüchtige Botaniker mitgearbeitet haben und deren Grundlage eine genaue Kenntniss der Aehnlichkeit und Unähnlichkeit ist, welche wiederum eine Abspiegelung von relativer Gleichheit und Ungleichheit sind.

Wie herrlich war es, als die erwachende Ueberzeugung von einer Evolution es den Systematikern ermöglichte ihre Aehnlichkeitssysteme umzutaufen zu wirklichen Stammbäumen. Kleine Aenderungen brauchte man nur, jede Gruppe mit ihren Untergruppen wurde zu einen Zweig mit Seitenzweigen und das ganze System wurde zu einem schönen Baum, von welchem fast jedes Zweiglein mit grosser Gewissheit festgestellt war. Netzförmige Verwandtschaften, welche selbstredend vom Uebel waren, waren durch das Durchschneiden einiger Verwandtschaftslinien leicht zu beseitigen. Kurz, es sah danach aus, alsob bald am natürlichen System nur noch wenig zu arbeiten wäre.

Natürlich hat diese Art und Weise Stammbäume aufzubauen keinen grossen Wert; es ist nicht viel Anderes als Selbsttäuschung. Doch hat es seinen praktischen Nutzen gehabt, denn es ist eine gewaltige Anregung gewesen zu einem minuziösen vergleichenden Studium der bekannten Lebewesen. Auch die hierauf verwendete Arbeit ist nicht weniger nützlich gewesen, weil man dasselbe vergleichende Studium ungeändert fortsetzte und die Resultate nur in andrer Weise ausdrückte. Eines der typischen Resultate auf diesem Gebiete ist das System von WETTSTEINS. Obgleich ich davon überzeugt bin, dass dieses System auf ganz unrichtiger Grundlage beruht, muss ich zugeben, dass es innerhalb eines kleinen Rahmens einen sehr klaren Blick auf die Systematik gibt.

Schliesslich hat DE VRIES' Mutationstheorie die ganze Vorstellung der Stammbäume sehr erleichtert. Zweifellos haben viele mit mir das ganze System vor sich gesehen wie einen Stammbaum von reinen Linien, die sich durch gruppenweise Mutationen immer wieder verzweigten.

Nachher ist für viele und auch für mich die Periode des Zweifels an der Richtigkeit dieser Stammbäume gekommen und für mich ist dieser Zweifel bis heute noch immer da. Damit soll durchaus nicht gesagt sein, dass hierdurch die Systematik für mich ihren Wert verloren hätte. Die zahllosen Aehnlichkeitsverwandtschaften, die seit LINNÉ durch viele Generationen von Botanikern hindurch beobachtet worden sind, behalten ihren vollen Wert bei. Ja, sogar eine Stammbaumphantasie kann, wenn sie auf besserer Grundlage beruht, ihren wissenschaftlichen Wert haben. Die Gleichstellung und die Verwechslung von Aehnlichkeitssystemen und Stammbaumphantasien führt eine Wahnvorstellung herbei, die wegen ihres Reizes und ihrer allgemeinen Verbreitung Bekämpfung verdient.

In dieser Weise bleibt von dem Reiz, den die natürliche Gruppierung der Arten uns gibt, nicht viel übrig.

Ich habe mich jedoch gefragt, ob bei aller Skepsis betreffs der Stammbäume von der Natürlichkeit der natürlichen Gruppen nichts übrig bleibt. Ein Beispiel: Bleiben die Gruppen der Vögel, der Säugtiere, der Gräser, der Kompositen, noch natürliche Gruppen, wenn wir von einer monophyletischen Abstammung dieser Gruppen nichts mehr wissen wollen, wenn wir nötigenfalls geneigt sind anzunehmen, solche Gruppen wären in der wunderlichsten Weise durch Konvergenz ent-

standen? Ich glaube, dass man diese Frage nicht verneinend beantworten kann. Wären auch z. B. die Vögel aus den verschiedensten Gruppen durch Konvergenz entstanden, sie würden wegen ihrer unverkennbaren Aehnlichkeit eine natürliche Gruppe bilden. Wenn man jedoch beweisen könnte, die Vögel stammten monophyletisch von Reptilien ab und irgendwo in einem noch unbekannten Lande fänden sich noch alle Uebergänge zwischen Reptilien und Vögeln in Hülle und Fülle, so würde dadurch die Natürlichkeit der Vogelgruppe ganz bestimmt beeinträchtigt werden. Dann möchten wir die Vögel und die Reptilien zu einer Gruppe zusammenfassen und die jetzt bekannten Gruppen bilden davon die Extreme. So sehen wir, dass es nicht die monophyletische Abstammung ist, welche die Natürlichkeit der Gruppen verursacht. Es ist die Diskontinuität der Aehnlichkeitsreihen, welche dies tut. Man hat aus dieser Diskontinuität ganz mit Unrecht auf die monophyletische Abstammung und dann aus dieser erdichteten monophyletischen Abstammung auf die Natürlichkeit der Gruppen geschlossen. Leider ist diese Diskontinuität der Aehnlichkeitsreihen in hohem Grade von der Unbekanntheit mit vielen, zumal ausgestorbenen, Formen abhängig, also wieder von Ursachen, welche von unserm Standpunkte aus als zufällige betrachtet werden müssen.

Aehnliche Ursachen haben zum Artbegriff geführt. Schon oft hat man darauf hingewiesen, dass die Artdefinition LINNÉ'S und sein praktischer Artbegriff zwei ganz verschiedene Dinge seien. Die Artdefinition war aus der biblischen Schöpfungsgeschichte abgeleitet, der praktische Artbegriff gründete sich auf die Erfahrung und zwar auf die Erfahrung mit den Phanerogamen. Bei diesen Pflanzen beobachtete man, dass die verschiedenen Individuen, welche die Natur darbietet, gruppenweise Aehnlichkeit zeigten und dass die zu unterscheidenden Gruppen nicht allmählich in einander übergingen. Auch beobachtete man, dass die kleinsten in dieser Weise zu unterscheidenden Gruppen ziemlich gross waren und keineswegs aus einander gleichen Individuen zusammengesetzt waren. Diese kleinsten kontinuierlichen Formenreihen von unter sich ungleichen oder fast gleichen Individuen nannte man Arten. Nur wenn die kleinsten Gruppen allzu klein wurden, wie bei den *Erophila*-Arten, hielt man sich nicht an das Kontinuitäts- und Diskontinuitätsprinzip, sondern rundete man die Arten nach Analogie von andern Arten schätzungsweise ab.

Der Fehler der Systematiker ist also nicht gewesen, dass sie Gruppen

ungleicher Individuen Arten genannt haben, sie konnten ja nichts anders, denn Gleichheit von Individuen besteht praktisch in der Natur nicht. Der Fehler war, dass man die Unterschiede innerhalb der Art alle den Umständen zuschrieb, dass man allzu kleine Arten zu willkürlichen grösseren Gruppen vereinigte, dass man diese Gruppen Arten nannte und dass man diese Artunterscheidung auch ausdehnte auf die Gruppen, bei deren Unterscheidung man wahrscheinlich ganz anders hätte verfahren müssen, wie z. B. bei den Bazillen.

Die Erklärung dieser Tatsachen verdanken wir LOTSY. LOTSY wies nach, dass der ursprüngliche praktische Linnésche Artbegriff ungefähr identisch mit seinem Begriff Syngameon war. LOTSY sah jedoch ein, dass er mit diesen Auseinandersetzungen seinen Zweck, der auf dem Gebiete der Genetik lag, nicht erreichen würde. Dieser Zweck war, die herrschenden Vorstellungen von Mutation und monophyletischer Abstammung zu beseitigen und seine Kreuzungstheorie an deren Stelle zu setzen. Er wollte, wie seine Vorgänger, die Entstehung der Arten erklären und änderte darum die Artdefinition. Wenn die Evolutionslehre LOTSY gleichgültig gewesen wäre, so hätte er leicht einen andren Weg einschlagen können. Er hätte die Ursachen der praktischen Linnéschen Artbegrenzung zeigen und er hätte die Systematiker auf ihre Pflicht aufmerksam machen können, sich deutlich vor Augen zu führen was sie unter einer Art verstanden und sogar weiter zu gehen und die schlecht gebildeten Arten in konsequenter Weise durch besser gebildete zu ersetzen. LOTSY hat dies nicht getan und darum will ich hier nachdrücklich auf Folgendes hinweisen:

*Die gut gebildeten Arten der Systematiker sind Paarungsgenossenschaften, Syngameonten (sensu stricto).*

Die Syngameonten sind aber experimentell zu prüfen und wir müssen daher die Sache umkehren.

*Man soll die systematischen Arten so abgrenzen, dass sie den Syngameonten (sensu stricto) gleich werden.*

Die Antwort hierauf wird meistens sein, dass die Anwendung dieses Prinzips viel zu schwierig sein würde, dass sie auf unüberwindliche Schwierigkeiten stossen würde. Es ist jedoch nicht meine Absicht mich durch dergleichen Bequemlichkeitsargumente abschrecken zu lassen. Ich beabsichtige die Probe zu machen und ich will einen jeden anregen, dasselbe zu tun. Auch wenn es nur für die Phanerogamen durchzuführen wäre, die Arten den Syngameonten gleich zu machen, so hätten

wir wenigstens erreicht, dass für diese so wichtige Gruppe die Arten auf einer doppelt natürlichen Basis beruhten. Denn erstens würden die Arten, wie viele Gattungen, Familien u.s.w. abgerundete Gruppen sein und zweitens würde man sie experimentell festlegen können. Überdies würden die neugebildeten Arten eine Brücke schlagen zwischen Systematik, Erblichkeitslehre und Abstammungslehre.

#### § 4. NOCHMALS ÜBER DEN ARTBEGRIFF

Wenn wir die Fig. I, pag. 150, betrachten, so sehen wir, dass die dort in einem Kreis ausgesetzten Arten ein Syngameon *sensu amplissimo* bilden (vgl. § 2). Alle diese Arten gehören zur Untergattung *Lapathum* der Gattung *Rumex*.

Die ersten Fragen, die wir stellen können sind nun folgende:

1. Wird man auch Arten anderer Untergattungen zu demselben Syngameon *sensu amplissimo* zu rechnen haben?
2. Gibt es auch *Lapathum*-Arten, die man nicht zu diesem Syngameon zu rechnen hat?

Was die erste Frage betrifft, so können wir nur sagen, dass schon Bastarde von *Rumex alpinus* mit Arten aus der Untergattung *Acetosa* erwähnt worden sind. Die Beschreibungen dieser Bastarde sind so ungenügend und entbehren so sehr aller näheren Andeutungen, dass wir betreffs dieser so unwahrscheinlichen Bastarde nicht die geringste Gewissheit haben. *Rumex Acetosa*  $\times$  *alpinus* ist erwähnt worden von BLOCKI, *Rumex alpinus*  $\times$  *arifolius* von BRÜGGER [1]. Letztere Angabe ist schon sehr unwahrscheinlich, weil BRÜGGER viele Bastarde beschrieben hat, von denen sich später herausstellte, dass sie nur in der Phantasie des Verfassers bestanden.

Was die zweite Frage betrifft, so können wir folgendes bemerken. Zwar ist die Anzahl der Arten, von welchen Bastarde bekannt sind, relativ noch sehr klein, zu ihnen gehören jedoch die extremsten Typen. Einerseits gehören dazu Arten wie *Rumex alpinus*, *aquaticus*, *Patientia* und *confertus*, anderseits Arten wie *Rumex maritimus* und *ucranicus*. Einstweilen dürfen wir annehmen, dass die Untergattung *Lapathum* ein Syngameon *sensu amplissimo* bildet. Hinsichtlich dieser Frage bedarf es jedoch näherer Beobachtungen.

Weiter ist durch einfache Beobachtung festzustellen, dass die weit- aus meisten Bastarde wenigstens dann und wann gut entwickelte

Früchte erzeugen. Und Aussaatversuche mit solchen Früchten zeigten immer, dass sie keimfähig waren. Es sind jedoch Bastarde bekannt, an denen noch nie eine Frucht entdeckt worden ist, z. B. *Rumex upsaliensis*, *Rumex Didericae*, *Rumex Kloosii* [7]. Weniger gewiss ist es also, dass alle *Lapatha* ein Syngameon *sensu amplo* bilden.

Im 1. Paragraphen des I. Abschnittes habe ich versucht deutlich zu machen, wie die *Rumex*-Kenner ihre Arten abzugrenzen pflegen. Ich brauche das hier nicht zu wiederholen. Es ist hieraus jedoch ersichtlich, dass die *Rumex*-Arten, jede für sich, ein Syngameon *sensu stricto* bilden. Die im II. und III. Abschnitt erwähnten Versuche weisen darauf hin, dass wir hierin einstweilen keine Aenderung vornehmen können und dass wir in Zukunft in derselben Weise mit der Artbegrenzung fortzufahren haben. Es ist immerhin noch möglich, — aber dies ist noch nicht nachgewiesen worden — dass einzelne Arten nur Syngameonten *sensu strictissimo* sind; dass sie wohl scharf getrennte Formenkreise darstellen, dass dies jedoch darauf zurückzuführen ist, dass sie geographisch getrennte Gebiete bewohnen; dass sie also, wenn sie einander erreichen könnten, fertile Bastarde und später auch Zwischenformen bilden würden. Ein ausführlicheres Studium der Bastarde ist also erwünscht, damit wir dies definitiv feststellen können.

Die Untergattung *Lapathum* bildet also, soweit wir wissen, eine in zweifacher Hinsicht natürliche Gruppe: sie ist eine deutlich begrenzte Gruppe und sie ist ein Syngameon *sensu amplissimo*.

Die Arten, die wir innerhalb der Untergattung *Lapathum* unterscheiden, bilden gleichfalls in zweifacher Hinsicht natürliche Gruppen: sie sind scharf begrenzte Gruppen und sie sind Syngameonten *sensu stricto*.

\*   \*   \*

Was lehren uns nun die Aussaatversuche betreffs des Verhältnisses der *Rumex*-Arten zu einander in der Natur?

Sie lehren uns, dass die *Rumex*-Arten immer und immer wieder versuchen neue Formen zu erzeugen, dass ihnen dies jedoch nie oder fast nie gelingt.

Nehmen wir als Beispiel *Rumex crispus* und *Rumex obtusifolius*. Diese Arten sind in den Niederlanden fast überall gemein und ihr Bastard, *Rumex acutus*, ist denn auch gar nicht selten. Die Anzahl Pflanzen des *Rumex acutus*, die alljährlich in den Niederlanden blüht, beläuft sich

gewiss auf viele Tausende, wenn nicht Zehntausende. Fast jede Pflanze bringt eine Anzahl Samen hervor. Wir schlagen die Anzahl Samen gewiss zu niedrig an, wenn wir annehmen, dass allein schon in den Niederlanden alljährlich zehntausend *acutus*-Samen ausgesät werden. Das Gebiet, das *Rumex crispus* und *Rumex obtusifolius* zusammen bewohnen, ist jedoch viel grösser als die Niederlande und wie viele Jahre diese zwei Arten schon mit einander bastardieren ist nicht leicht abzuschätzen. Gewiss ist, dass allein schon in den Niederlanden Millionen und aber Millionen *acutus*-Samen ausgesät worden sind. Und was ist das Ergebnis gewesen? Soweit wir wissen, nichts. Vielleicht werden durch iterative Kreuzung mit *Rumex obtusifolius* schliesslich Pflanzen erzeugt, die wieder eine normale Fertilität zeigen; diese werden aber äusserlich kaum von reinem *Rumex obtusifolius* zu unterscheiden sein. Dennoch bleibt es möglich, dass solche Pflanzen des *Rumex obtusifolius*, die einen *Rumex crispus* unter ihre Stammeltern zählen, einige Merkmale des *Rumex crispus* geerbt haben und dass in dieser Weise neue Varietäten des *Rumex obtusifolius* entstanden sind und noch immer entstehen. So könnte ich mir denken, dass der *Rumex obtusifolius* mit gewellten Blatträndern, den man dann und wann findet, vor vielen Generationen von einem *Rumex acutus* erzeugt worden wäre. Wo die Natur schon so viele vergebliche Versuche gemacht hat, neue Arten zu erzeugen, dürfen wir nicht erwarten, dass dies in einigen wenigen von uns angestellten Versuchen besser gelingen würde.

Dasselbe dürfen wir natürlich von den andern Bastarden zwischen einheimischen *Rumex*-Arten erwarten, nicht jedoch von Bastarden zwischen einheimischen und adventiven Arten. Von diesen dürfen wir nicht annehmen, die Natur habe schon Tausende von Jahren mit ihnen experimentiert und von diesen Bastarden dürfen wir also erwarten, dass sie neue lebensfähige Formen erzeugen werden. Darum hoffte ich, dass *Rumex Thellungii*, der Bastard zwischen *Rumex dentatus* und *Rumex obovatus*, sich vielleicht anders betragen würde. Von beiden Stammarten ist nämlich die Herkunft noch nicht sichergestellt worden. *Rumex dentatus* wird erwähnt für ein Gebiet das von Nordafrika bis Japan sich erstreckt und scheint eine sehr polymorphe Art zu sein. Vom *Rumex obovatus* [4 und 5] ist es noch ungewiss, ob er eine vorderindische oder eine südamerikanische Pflanze ist. Es ist darum meine Absicht den Versuch mit *Rumex Thellungii* fortzusetzen.

Bis jetzt können wir ruhig annehmen, dass die *Rumex*-Arten, trotz

der fortwährenden Bastardierung, in einem bestimmten Gebiete, worin schon lange keine neuen Arten eingedrungen sind, sehr stabil sind und dass dieser Zustand, sogar bei der Einfuhr neuer Arten, sich nicht leicht ändert.

Mit andern Worten: Die fortwährende Bastardierung zwischen den Arten schliesst nicht aus, dass die Arten sich unabhängig von einander behaupten: sie haben, können wir sagen, eine *distincta propagatio ex semine* und bilden gerade darum verschiedene Syngameonten *sensu stricto*, oder, wie die Systematiker es nennen, verschiedene Arten.

\* \* \*

Warum sage ich gerade: *distincta propagatio ex semine*? Um darauf hinzuweisen, dass alles, was ich in diesen Betrachtungen gesagt habe, nichts Neues ist, dass es schon kurz und bündig von JOHN RAY in seiner *Historia plantarum* gesagt worden ist. Dieses Erkenntnis verdanke ich LOTSY, der [13] JOHN RAY zitiert, aber unrichtig interpretiert. LOTSY ist sich dessen nicht bewusst, wie nahe JOHN RAY schon seinem Begriffe Syngameon stand. Eigentümlichkeitshalber will ich hier zitieren, was LOTSY selbst sagt und zitiert (l.c. pag. 66).

„Tous ceux qui ont essayé de définir l'espèce linnéenne ont aussi bien introduit dans cette définition des caractères morphologiques, qu'insisté sur la condition, que les individus appartenant à une même espèce doivent être d'une même descendance.

Cela n'était d'ailleurs rien de nouveau: JOHN RAY, qui vécut environ un siècle avant Linné et qui écrivit son ouvrage principal: „de *Historia plantarum*“ dans les années 1686—1704, avait déjà introduit ces deux points dans sa définition de l'espèce; il avait fait remarquer que les différences morphologiques ne suffisent pas à distinguer des espèces, parce qu'alors le taureau et la vache, l'homme et la femme devraient être classés parmi des espèces différentes, et il conclut qu'il n'y a pas de caractère plus sûr que la constance de la reproduction par semence: „*nulla certior! . . . . quam distincta propagatio ex semine.*“

Dans Liber I, Cap. XX, p. 40, il dit textuellement:

Ut plantarum numerus iniri possit et earundem divisio recte institui oportet ut notas aliquas seu indicia specificas (ut vocant) distinctiones investigemus. Nobis autem diu multumque indagantibus nulla certior occurrit quam *distincta propagatio ex semine*. Quaecumque ergo diffe-



rentiae ex ejusdem seu in individuo, seu specie plantae semine oriuntur accidentales sunt, non specificae. Hae enim speciem suam satione iterum non propagant: sic v.g. Caryophyllos flore pleno seu multiplici pro specie distincta a Caryophyllis flore simplici non habemus, quia ab horum semine ortum suum ducunt, et semine sati caryophyllos simplices iterum edunt.

At quae ex eadem specie semine nunquam proveniunt eae demum specificae censendae sunt, nec unquam semine satae transmutantur in se invicem, eae demum specie distinctae sunt. Sicut enim in animalibus sexuum distinctio non sufficit ad speciei diversitatem arguendum, quia sexus uterque ex eadem specie semine, iisdemque non raro parentibus oritur, quamvis multis et insignibus accidentibus inter se differunt; nec Taurum cum Vacca, Virum cum Muliere specie convenire aliud requiritur argumentum, quam utrosque iisdem persaepe parentibus eademve matre ortos esse: sic pariter in plantis convenientiae specificae non aliud certius indicium est, quam ex semine ejusdem plantae seu in individuo oriri. Nam quae specie differunt speciem suam perpetuo servant neque haec ab illius semine oritur, aut vice versa."

Ich begreife nicht, wie LOTSY aus diesen Worten die Bedingung herausgelesen hat „que les individus appartenant à une même espèce doivent être d'une même descendance." Meines Erachtens sagt RAY hierüber nichts.

Ich sehe in der *distincta propagatio ex semine* nichts anderes als die Bildung von verschiedenen Syngameonten *sensu stricto*. Pflanzen und Tiere, die zum selben Syngameon *sensu stricto* gehören, haben jedoch keine *distincta propagatio ex semine*. RAY nennt gute Beispiele: Nelken mit einfachen und mit gefüllten Blüten, Stier und Kuh, Mann und Weib. Sie haben keine *distincta propagatio ex semine*; in der Sprache LOTSYS: sie gehören nicht zu verschiedenen Syngameonten (*sensu stricto*); in der Sprache der Systematiker: sie gehören nicht zu verschiedenen Arten.

Nach RAY können die verschiedenen Formen innerhalb der Art (lies: innerhalb des Syngameons *sensu stricto*) in einander übergeführt werden. Dies ist ganz richtig. Nehmen wir an, zwei Pflanzen, *Rumex obtusifolius agrestis* und *Rumex obtusifolius silvester*, seien bei Selbstbestäubung völlig konstant, sie gehören jedoch zu ein und demselben Syngameon *sensu stricto* (welche Annahmen beide sehr wahrscheinlich sind), so kann man sie in einander überführen.

Nehmen wir Samen des reinsten *Rumex obtusifolius silvester*, z. B.

aus den Karpathen, und kultivieren wir diesen in Holland, an einem Ort, wo nur die reine Unterart *agrestis* des *Rumex obtusifolius* wild wächst, in aufeinander folgenden Generationen, so werden wir erfahren, dass die Aussaat des *Rumex obtusifolius silvester* bald unrein und in jeder folgenden Generation dem *Rumex obtusifolius agrestis* ähnlicher wird, bis wir schliesslich nichts anderes haben als reinen *Rumex obtusifolius agrestis*, hervorgegangen aus Samen des *Rumex obtusifolius silvester*. Ebenfalls wird *Rumex obtusifolius agrestis*, wenn er in den Karpathen kultiviert wird, allmählich in *Rumex obtusifolius silvester* übergehen. Hierbei haben wir natürlich die Fremdbestäubung (den Vizinismus, wie DE VRIES es nennt) als etwas selbstverständliches angenommen. Und mit Recht, denn in der Natur ist die Fremdbestäubung innerhalb der Syngameonten *sensu stricto* etwas selbstverständliches. Natürlich tat RAY ebenso, sei es auch unbewusst, sonst hätte er niemals die Nelken als Beispiel genommen. RAY beschäftigte sich nicht mit reinen Linien, und mit Recht, denn die Natur tut dies auch nicht.

RAY sagt denn auch, dass „quae specie differunt, speciem suam perpetuo servant, neque haec ab illius semine oritur, aut vice versa.“ Ebenfalls mit Recht. Wer Jahre lang zwei verschiedene Arten, z. B. *Rumex crispus* und *Rumex obtusifolius* oder *Rumex maritimus* und *Rumex paluster*, neben einander in seinem Garten kultiviert, wird von einem Unreinwerden seiner Aussaaten nichts bemerken. *Cum grano salis* natürlich. Denn es werden Bastarde auftreten. Diese werden jedoch schon infolge ihrer Sterilität ausser Konkurrenz bleiben und verschwinden, wie sie erschienen sind.

Es kam mir nicht überflüssig vor, der Rayschen Artdefinition die Ehre zu geben, die ihr gebührt. Auch glaube ich, dass, wenn spätere Forscher behaupten, die Arten seien konstant, die Varietäten jedoch nicht oder nur relativ, sie dies in derselben Weise meinen wie RAY, näml. ohne Berücksichtigung der Selbstbestäubung, also ganz wie es in der Natur geschieht.

Ich glaube jedoch, dass LOTSY wirklich nachgewiesen hat, dass seit LINNÉ der Artbegriff immer verworrener geworden ist und dass man sich bis heute nicht von dieser Verwirrung hat befreien können. Doch ist dann und wann wieder ein Versuch gemacht worden, den Artbegriff experimentell zu begründen, z. B. von KOELREUTER, von dessen Artbegriff RAUNKIAER [19] mit Recht sagt: „KOELREUTERS Begrenzung der Arten fällt also nicht mit der Artdefinition LINNÉ'S zusammen,

aber im grossen und ganzen wohl mit der in der Praxis benutzten Linnéschen Artbegrenzung."

Wir sind heutzutage in einem Kampf begriffen, aus dieser Verwirrung herauszukommen und es sieht danach aus, alsob dies unter den Erbllichkeitsforschern zu einem Resultat führen wird. Leider werden hierbei aber die Begriffe der Systematik oft vernachlässigt. Dass die Art der Systematiker jedoch auf eine sehr alte Grundlage, auf die *distincta propagatio ex semine*, zurückgeführt werden kann, hoffe ich hier, auch durch meine Aussaatversuche, dargetan zu haben.

#### ZITIERTE LITERATUR

- [1] P. ASCHERSON und P. GRÄBNER, Synopsis der mitteleuropäischen Flora. Vierter Band (1908—13).  
BECK, vgl. REICHENBACH.
- [2] A. J. DE BRUYN, Bijdrage over het geslacht Rumex. *Nederlandsch Kruidkundig Archief*, Serie I, deel 3, pag. 262. (1855).
- [3] B. H. DANSER, Over Rumex fennicus, Rumex weberi en Rumex schreberi. *Nederlandsch Kruidkundig Archief*, jaargang 1916, pag. 161—176 (1917).
- [4] B. H. DANSER, Bijdrage tot de kennis van eenige Polygonaceae. *Nederlandsch Kruidkundig Archief*, jaargang 1920, pag. 208—250 (1921).
- [5] B. H. DANSER, Bijdrage tot de kennis der Nederlandsche Rumices. *Nederlandsch Kruidkundig Archief*, jaargang 1921, pag. 167—228 (1922).
- [6] B. H. DANSER, De Nederlandsche Rumex-bastaarden, Eerste deel. *Nederlandsch Kruidkundig Archief*, jaargang 1921, pag. 229—265 (1922).
- [7] B. H. DANSER, Fünf neue Rumex-Bastarde. *Recueil des travaux botaniques néerlandais* XIX, pag. 293—308 (1923).
- [8] B. H. DANSER, De Nederlandsche Rumex-bastaarden, Tweede deel. *Nederlandsch Kruidkundig Archief*, jaargang 1922, pag. 175—210 (1923).
- [9] B. H. DANSER, De Nederlandsche Rumex-bastaarden, Derde deel. *Nederlandsch Kruidkundig Archief*, jaargang 1923 (1924).
- [10] K. FRITSCH, Floristische Notizen VIII, Ueber Rumex Heimerlii Beck und einige andere angebliche Tripelbastarde aus der Gattung Rumex. Separat-abdruck aus der „Oesterreichischen botanischen Zeitschrift“, Jahrg. 1918, nr. 8 und 9, pag. 249—252.
- [11] C. HAUSSKNECHT, Beitrag zur Kenntnis der einheimischen Rumices. *Mitteilungen der geographischen Gesellschaft (für Thüringen) zu Jena*, III (1885).
- [12] J. P. LOTSY, Evolution by means of hybridization (1916).
- [13] J. P. LOTSY, Qu'est ce qu'une espèce? *Archives néerlandaises des Sciences exactes et naturelles*. Série IIIB, Tome III, pag. 57—110 (1918).
- [14] J. P. LOTSY, Quintessence de la théorie du croisement. *Archives néerlandai-*

- ses des sciences exactes et naturelles*. Série IIIB, Tome III, pag. 351—353 (1918).
- [15] J. P. LOTSY, Proeven en beschouwingen over evolutie. *Genetica* I, pag. 3—69 (1919).
  - [16] J. P. LOTSY, Cucurbita-strijdvragen. *Genetica* I, pag. 497—531 (1919).
  - [17] J. P. LOTSY, Evolutie-factoren. *Genetica* III, pag. 442—480 (1921).
  - [18] S. MURBECK, Zur Kenntnis der Gattung *Rumex*. *Separat ur Botaniska Notiser för år 1913*, pag. 201—237.
  - [19] C. RAUNKIAER, Ueber den Begriff der Elementarart im Lichte der modernen Erblchkeitsforschung. *Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre* XIX (1918).
  - [20] KARL RECHINGER, Beitrag zur Kenntniss der Gattung *Rumex*. Separat-Abdruck aus der „*Oesterr. botan. Zeitschrift*“, Jahrg. 1891, Nr. 12 und Jahrg. 1892, Nr. 1. u. 2., pag. 1—10.
  - [21] KARL RECHINGER, Studien über die Gattung *Rumex*. *Annalen des naturhistorischen Museums in Wien*, XXXVI. Band, pag. 152—159 (1923).
  - [22] L. REICHENBACH et H. G. REICHENBACH FIL., *Icones Florae Germanicae et Helveticae etc.* Vol. XXIV, auctore G. EQUIT BECK DE MANNAGETTA ET LERCHENAU (1909).
-

1

A PRELIMINARY STATEMENT OF THE RESULTS OF MR.  
HOUWINK'S EXPERIMENTS CONCERNING THE ORIGIN OF  
SOME DOMESTIC ANIMALS

by J. P. LOTSY and K. KUIPER

Part V (conclusion)  
with Plates II—VIII

(continued from Genetica V 1923 p. 373

CHAPTER VI

*Hybridisation-experiments*

1. DOMESTIC FOWL × GALLUS LAFAYETTI

As Mr. HOUWINK did not succeed in getting living *Gallus Lafayetti*, we have to rely, as far as crosses with that species are concerned, on the experiments of the Ceylon Poultry Club, as reported by Dr. J. LLEWELLYN THOMAS.

Darwin refuted any claim of *G. lafayetti* to the ancestry of domestic poultry, because:

- 1) The unique comb of *lafayetti*, a fairly large one with an orange center, is not found in any domestic race.
- 2) its voice is different from any ordinary cock-crow.
- 3) MR. MITFORD reported that its hybrids with domestic poultry are sterile.

Discussing these points, the late LEWIS WRIGHT — recognised as an authority on poultry-matters — wrote in the 1893 edition of his standardwork „the Book of Poultry” p. 504:

„The fact that hybrids between *G. lafayetti* and common fowl are so common in Ceylon as scarcely to excite remark, should make us cautious in concluding, on the sole evidence of two individuals mentioned by MR. MITFORD, that such hybrids are sterile; and on this point many of our observations on *G. Sonnerati*, as to the difficulty of breeding from

wild birds or their descendants in captivity, will particularly apply, for it will be noted that the wild breed itself, (*G. lafayetti*) is stated never to have bred in such circumstances, or even to have long survived. Hence we might expect great difficulty in breeding from its hybrids, quite apart from any actual sterility."

As to the aberrant voice of *G. lafayetti*, the same authority says:

„Of this difference much less would be thought by a poultry fancier, who is accustomed to the most extraordinary differences between various domestic races, than by a naturalist."

He further points out:

„that it is worthy of remark that in *most cases of reversion in colour amongst various breeds of poultry, the evident tendency is towards a red or brown breast in the cock, rather than to a black and that G. bankiva is invariably blackbreasted while G. lafayetti has a red-brown breast.*"

Towards the end of 1902 the CEYLON POULTRY CLUB took up the matter and decided to investigate:

- I. Will the jungle cock breed with the domestic hen?
- II. Will the jungle hen breed with the domestic cock?
- III. Will the hybrids (the progeny of such mating) breed with the jungle-fowl and with the domestic fowl? i. e.: —
  - a) Will the hybrid cockerel breed with (1) the jungle hen (2) the domestic hen?
  - b) Will the hybrid pullet breed with (1) the jungle cock (2) the domestic cock?
- IV. Will the hybrids breed inter se?

A trial to obtain hybrids from the natives, who offered many birds as such, was a failure: „None, gave any evidence of the jungle fowl parentage, save perhaps one."

The mating of jungle hens with domestic cocks was a complete failure. The wild hens were very terrified of the domestic male, and even when more or less toned down, would never submit to its advances. Only MR. YOUNG of UDABAGE succeeded in keeping two jungle hens in captivity for considerably more than one year. These hens he had just mated up to a domestic cock and was very hopeful of results, when his tragic death by lightning put a stop to everything.

The keeping alive of jungle-cocks also proved to be difficult, so that, to cut a long story short, MR. CLEMENT JOHNSON lately of HUNASGERIA alone produced any hybrids, while all subsequent success by others was

due solely to his initial success in producing the hybrids for others (MR. C. J. himself left for home), to prosecute the experiments.

In an ideal run of large size, with ample shade and cover, and with a little stream running through it, he produced in all some thirty hybrid chicks in the first two years. In this run he had a jungle cock and three domestic hens, the jungle cock, *monogamous as he is*, however mated with one of them only and ignored the others. All the hybrids came from this one pair.

In the wild state, MR. THOMAS tells us, that the jungle cock is known to tread the domestic hens in outlying villages, probably, we surmise, such jungle-cocks had lost their mates.

Many of the JOHNSON hybrids died, some at an early age, some when older, others still were devoured by wild cats tearing through the netting, others again perished through severe monsoon rains or through chicken-pox and gapes.

The F<sub>1</sub> chicks are very small in size and remarkably active. They are all marked alike and very like pure jungle chicks in appearance, perhaps a little lighter in color. At two weeks old they fly already and were all found perched up in a tree 12 feet from the ground „the disconsolate mother hen below” as MR. JOHNSON wrote.

The F<sub>1</sub> hybrids were almost like pure *lafayetti*; the hens, when seen apart, were invariably mistaken for jungle hens<sup>1)</sup>. The hybrid-cocks also were very similar to *lafayetti*. None however had such orange centres of the comb as the wild birds, but there was in some an attempt at the yellow patch or streak. „This mark only appeared in the hybrids after they were full grown and since many died young it is impossible to say what they would have been like. It was an interesting fact, that this yellowish streak was not always observed. Sometimes it would almost disappear, while at other times it was very clearly seen and well defined.”

The characteristic purple patch at the throat of the wild male was observed in one of the hybrid cocks, while in the others it was merely a dark patch.

All the pullets had the voice of the wild hen, one of the cocks had the voice of the wild bird, others a voice which was neither that of the wild bird nor that of the barndoor cock. Legs mostly yellow, like the wild

---

<sup>1)</sup> The F<sub>1</sub> hybrid-hens consequently must have been crossbarred and have had the white and black breast of the jungle hen. Unfortunately all we know of the mother is that she was „a common mongrel domestic”.

fowl, others willow-or dark grey. *In general therefore Gallus lafayetti dominates in the hybrids with Mr. Johnson's domestic hen, the breed of which is unfortunately not stated*<sup>1)</sup>.

#### AS TO THE FERTILITY OF THE HYBRIDS:

All the hybrid cocks have been mated up, at one time or another, after the departure of MR. JOHNSON, either by MR. G. C. BLISS or by DR. J. L. THOMAS, in different runs *with domestic hens, and in every single case fertile eggs have been produced and strong healthy chicks hatched out. The hybrid cocks are therefore quite fertile with the domestic parent.*

THESE BACK-CROSSES with the domestic parent, were fertile again:

- a) with a domestic hen.
- b) *inter se*.
- c) with a  $F_1$  cock.
- d) with a domestic cock (a bantam) no result was obtained
- e) with a jungle cock (*lafayetti*) only two addled eggs were obtained.

*The  $F_1$  hybrids were paired inter se in the hope of obtaining an  $F_2$ .*

They proved to be fertile, although the actual returns were small, as the following table on p 5 shows:

Settings			Results			
How set	Date	Num-ber of eggs	Infer- tile	Addled	Dead in shell	Hatched out
Incubator	June 7 1906	6	6			
Hybrid hen	June 7 1906	6	6			
" "	Aug. 14 "	7	6			1 chick, lived 18 days.
Incubator	Oct. 27 "	9	8	1		
Domestic hen	Nov. 3 "	6	5			1 chick, lived 12 days.
" "	Dec. 17 "	8	7	—	1, full term.	
" "	Jan. 5 "	9	9			
Incubator	Jan. 25 "	10	10			
Domestic hen	Febr. 9 "	13	9	2 and 1 embryo	1, full term.	
Incubator	Febr. 19 "	7	5		2, nearly full term	
"	March 5 "	5	5			

<sup>1)</sup> Later on in the article this hen is referred to as „common mongrel domestic”.



Several points are worth noticing:

a) *the F<sub>2</sub> evidently segregates as,*

*the 1st chicken* obtained was of a WHITISH-GREY COLOR, WITH THREE DARK STREAKS ON THE HEAD, yellow shanks and wingfeathers pale brown *with dark barrings, just like the markings of the wing of the hybrid hen and exactly like those of a jungle hen.* When startled, it darted about with great rapidity, more swiftly than the ordinary domestic chick, and very like the wild jungle chick. It was a good flyer at the age of nine days, flying with ease up on to a perch more than 4 feet from the ground. At night it always roosted on a high perch under the mother's wing; a domestic chick could not do this at such an age.

*the 2d chicken* on the contrary *was very small in size*, resembling that of a black-breasted red game bantam. In colouring it was much darker than the first, IT WAS OF A DECIDED BROWN COLOR, WITH A BROAD BAND OF A DARKER BROWN ON THE HEAD AND DOWN THE BACK.

b) „the large number of eggs laid by this one hybrid hen: 86 between June 1. 1906 and March 31, 1907, while the mother „a common mongrel domestic”, probably never laid more than 60 or 70 per annum.” Of course the latter is a mere surmise, so that not much importance can be attached to the number laid by the hybrid, the less so as, even if its domestic mother laid but a small number of eggs, she may have had ancestors laying a larger number.

c) „the fact that the hybrid hen so seldom became broody, only three times from June 1 1906 to March 31 1907, twice of which times she sat full time, while on the third occasion she forsook her nest after about one week”. As nothing is known of broodiness of the mother this point is not of much interest either.

d) „the low percentage of fertile eggs in each batch. Usually but one egg in a batch was fertile, when more than one were fertile, it are not consecutive eggs that are fertile, but they occur at irregular intervals”. Unfortunately the treading of the cock was never observed. DR. THOMAS asks: „What conclusion is to be drawn? That the cock only fertilises one egg for one treading; and that he only

treads the hen at irregular intervals and not daily? Or, that, if he does so daily, only a few odd eggs are really fertilised? Is it a lack of fertility in the male?

To the other points, the low percentage of fertile eggs to hatch out, and the early death of the two chicks born, which were quite healthy at birth and a little later, we can not attach much importance, as in brooding so much depends on circumstances, f. i. whether the brooding hen sits well or leaves the eggs frequently, and on the right food given to the young birds, which in this case was broken paddy, canary seed, white ants and chopped onions. As it is known that even the adult *lafayetti* is a great ant eater, its chicks may very well be insect-eaters exclusively. Chopped onions, will certainly not be among their regular diet.

DR. THOMAS therefore concludes rightly, it seems to us, that „the results obtained give every indication that the complete fertility of the hybrids could be demonstrated if really favourable circumstances were obtained” <sup>1)</sup>.

ANYHOW IT IS PROVED THAT  $F_1$  HYBRIDS OF DOMESTIC FOWL AND LAFAYETTI ARE FERTILE, AT LEAST IN PART, AND SEGREGATE IN  $F_2$ .

DR. THOMAS calls attention to the fact „that when domestic birds do revert, the direction of the reversion of the colour of the breasts of the males is always to red or brown and never to black. Even domestic black-breasted reds tend to revert to red or brown breasted ones. In this particular then, be it noted, the reversion is not to the *G. bankiva* pattern, which is black-breasted, but to *G. lafayetti* which has a reddish brown breast.”

We now know of course that „reversion” is a recombination of characters present in the birds which interbreed, so that it depends primarily on the constitution of those birds what kind of „reversion” will occur. As DR. THOMAS is so positive in his statements in regard to reversion the senior author begged DR. LOWE of the South Kensington museum to examine the breast colour of the cocks of domestic fowl which had run feral on some island or other and „reverted” more or less to the type of *bankiva*, present in the glass case in the Hall of that

---

<sup>1)</sup> It should however be noticed, that the results obtained point to a lessened fertility of the  $F_1$  hens, as is shown by the difference in results obtained by pairing  $F_1$  birds inter se and by backcrossing the  $F_1$  cocks with the domestic parent. This is of some interest as HALDANE showed that in cases of lessened fertility after crossing it is the heterozygous sex (in poultry the female one) which suffers.

museum. He kindly answered, that, so far as could be seen in the rather uncertain light in that case, these cocks had pure black breasts.

DR. THOMAS also enquired as to the results of the treading of domestic hens of the native villages by *Gallus lafayetti*.

SIR WILLIAM TWYNAM K. C. M. G. wrote in 1905:

„There used to be two jungle shrines, one near the old postholder's house at RAJAKA DALUWA, near CHILOW, and one in the jungle a mile distant from the old Resthouse at GALOYA, on the TRINCOMALIE ROAD. Offerings of domestic cocks and hens used to be made at these shrines. Being offerings to the gods the natives never touched them, and they mixed with the jungle cocks and hens, with the result that at GALOYA in particular, there were round the shrine the most beautiful creatures I ever saw in the shape of poultry. The cocks were simply gorgeous in their plumage. They seemed to be a little larger than the ordinary jungle cocks.”

This positive statement of course is not invalidated by the negative result of the enquiry, made at DR. THOMAS' request, by the then assistant-Government agent of the district, MR. W. L. KINDERSLEY, who wrote: „I have not been able to hear of any such fowls. It is said that if the eggs of the jungle fowl are hatched under a tame hen, the birds on arriving at maturity, always make for the jungle, and in cases where domestic hens have been trodden by jungle cocks, the young birds also make for the jungle when adult.”

As it was shown in DR. THOMAS' experiments, that hybrid cocks, when they have the choice of mating with either of the four following hens: 1) domestic, 2)  $\frac{1}{4}$  *lafayetti*  $\frac{3}{4}$  domestic, 3) hybrid and 4) *lafayetti*, will take up with them in the order named, the chance is that such run away hybrids will pair *inter se*, when not all hybrid hens are trodden by wild *lafayetti* cocks. This might lead to the establishment of colonies of birds, strongly or even entirely resembling *lafayetti*, on account of the dominance of the latter, and yet containing domestic blood.

Such cases may have led to the assumption by TEMMINCK, CH. LUC. BONAPARTE and others, on the strength of SONNINI's report, that the rumpless fowls are descendants of *Gallus lafayetti*, as rumpless fowls really occur in a domestic state in Ceylon and can therefore have crossed with *lafayetti*.

To us, it seems however more probable that this supposed descent of the rumpless fowl from *lafayetti* is due to the fact that *lafay-*

yetti-cocks while moulting, look strikingly like rumpless fowls, as two specimens in the Leyden museum show, and in this condition may have been taken to be rumpless. This would also explain why SONNINI reported that rumpless fowl were called Wallikikilli in Ceylon, which as we saw, is the name given by the natives to *Gallus lafayetti*.

Concluding: *Gallus lafayetti* is fertile with domestic poultry, and dominates over some of them greatly in  $F_1$  in both sexes; the hybrids are fertile inter se and probably segregate; crosses with either *bankiva* or *sonnerati* are unknown.

## 2. BANKANTAMS $\times$ SONNERATI.

As it was unfortunately shown that the birds sold to MR. HOUWINK as *bankiva*'s were no pure *bankiva*'s we shall call them *bankantam*'s in future, thus indicating that it were birds of bantam-size strongly resembling *bankiva*'s <sup>1)</sup>. The bankantam-hens used in MR. HOUWINK's experiments were 201.3 and 201.2, each of which was crossed with a different *sonnerati* cock, while some progeny was raised from animals containing blood of all the birds with which the experiments began, as the following tabulation shows.

### *Descendants of Sonnerat 195.1 ♂ DE BAS:*

P. bankantam 201.3 ♀  $\times$  Sonnerati 195.1 ♂

$F_1$ 198.1—3	ex P 201.3 ♀ $\times$ 195.1 ♂	..... 3 animals
$F_2$ 206.1—3	ex $F_1$ 198.2 ♀ $\times$ 198.1 ♂	} ....23 ..
$F_2$ 282.1—20	„ „ 198.3 ♀ $\times$ 198.1 ♂	
$F_3$ 391.1—20 + 1 <sup>a</sup> ; 3 <sup>a</sup> ; 4 <sup>a</sup> ; 8 <sup>a</sup> ; 9 <sup>a</sup>	ex $F_2$ 206.2 ♀ $\times$ 206.1 ♂	} ....29 ..
$F_3$ 604.1—4	„ „ 206.2 ♀ $\times$ 282.1 ♂	
$F_4$ 578.1—2	ex $F_3$ 391.11 ♀ $\times$ 391.6 ♂	} .... 6 ..
$F_4$ 580.1—4	„ „ 391.7 ♀ $\times$ 391.10 ♂	
$F_5$ 606.1—5	ex $F_4$ 580.1 ♀ $\times$ 578.1 ♂	..... 5 ..

<sup>1)</sup> It is evidently very difficult to obtain pure *Bankiva*'s. Two cocks imported recently by the Zoological Gardens at Rotterdam from Sumatra differ greatly; the one looks very much like the Bankantams of MR. HOUWINK, but its breast is a pure black, the other, which has large white earlappets, is very much like an ordinary bantam, but very wild.



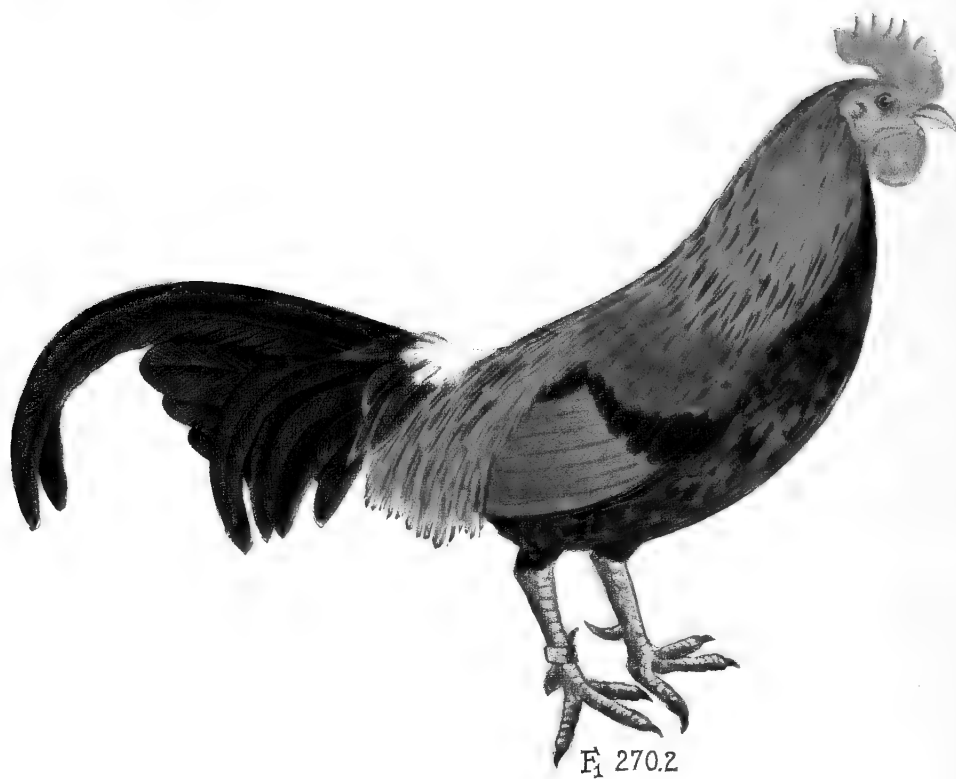


Fig. 1. Bankantam  $\times$  G. Sonnerati F<sub>1</sub> 270.2

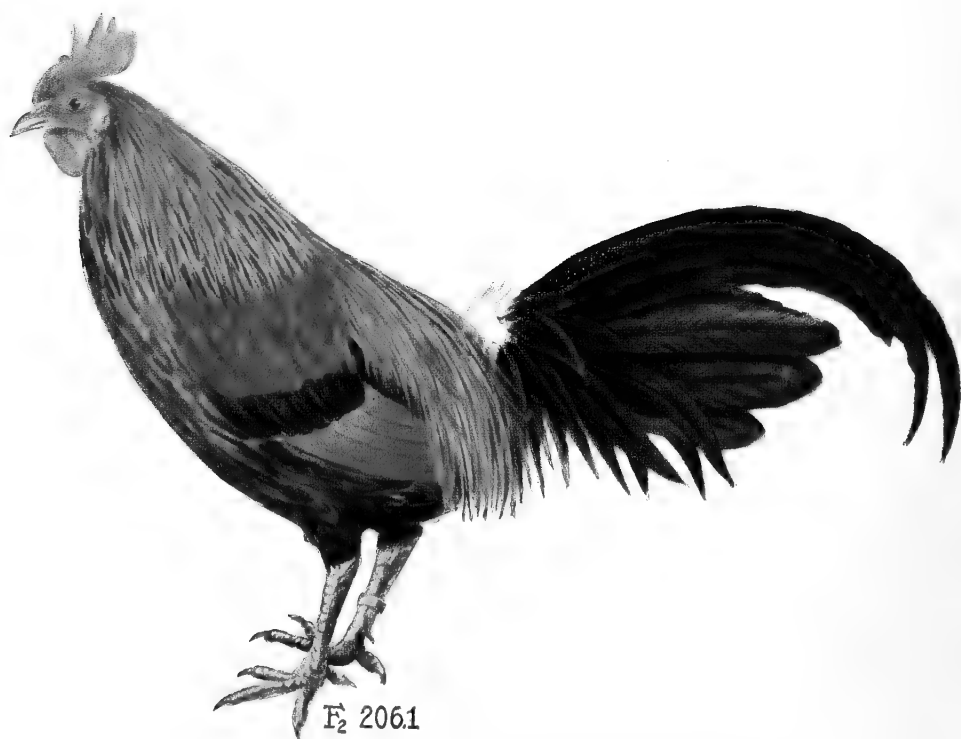


Fig. 2. Bankantam  $\times$  G. Sonnerati F<sub>2</sub> 206.1

*Back-crosses*

PF <sub>1</sub> 271.1—2	ex P 201.3 ♀ × F <sub>1</sub> 198.1 ♂ .... 2 animals
F <sub>3</sub> F <sub>2</sub> 632.1—4	ex F <sub>3</sub> 391.6 ♀ × F <sub>2</sub> 206.1 ♂ .... 4 ..
F <sub>3</sub> F <sub>2</sub> 633.1—6	.. .. 391.7 ♀ × F <sub>2</sub> 206.1 ♂ .... 6 ..

*Descendants of Sonnerat 269.1 ♂ BLAAUW:*

P. bankantam 201.2 ♀ × Sonnerati 269.1 ♂

F <sub>1</sub> 270.1—6	ex P. 201.2 ♀ × 269.1 ♂ ..... 6 ..
F <sub>2</sub> 276.1—28	ex F <sub>1</sub> 270.4 ♀ × 270.2 ♂ } .....
F <sub>2</sub> 278.1—2	.. .. 270.5 ♀ × 270.1 ♂ } .....30 ..
F <sub>3</sub> 573.1	ex F <sub>2</sub> 276.12 ♀ × 276.11 ♂ } .....
F <sub>3</sub> 574.1—4	.. .. 276.13 ♀ × 276.11 ♂ } ..... 9 ..
F <sub>3</sub> 607.1—4	.. .. 276.9 ♀ × 276.1 ♂ } .....

*Descendants in which two bankantam-hens: 201.2 and 201.3 and two Sonnerati cock's: 195.1 and 196.1 are concerned:*

F <sub>1</sub> P 269.2—4	ex F <sub>1</sub> 198.3 ♀ × Sonn. 269.1 ♂ .... 3 animals
F <sub>1</sub> P F <sub>1</sub> P 280.1—8	ex F <sub>1</sub> P 269.3 ♀ × F <sub>1</sub> P 271.1 ♂ } .....
F <sub>1</sub> P F <sub>1</sub> P 281.1—13	.. F <sub>1</sub> P 269.2 ♀ × F <sub>1</sub> P 271.1 ♂ } ..21 ..

Total 147 cross-breds.

If we count the regular crosses F<sub>1</sub>, F<sub>2</sub> etc. only, the number of individuals born, is reduced to 111. The Sonnerat cock of MR. BLAAUW was originally in the possession of MR. DE BAS, both therefore probably belonged to the same imported lot, as there is no record of MR. DE BAS having bred Sonnerat's, so that the two Sonnerat cocks were probably not related. The cock, received from MR. DE BAS directly, 191.1 ♂, was crossed with a daughter of the original pair of „Bankantam” bought by MR. HOUWINK; the cock of MR. BLAAUW 269.1 ♂ was crossed with the mother of that bankantam e. g. with the hen of the original pair. Counting together the regular crosses F<sub>1</sub>, F<sub>2</sub> etc. obtained from these birds we get:

*Bankantam-Sonnerat-crosses*

F <sub>1</sub> 198.1—3 + F <sub>1</sub> 270.1—6 . . . . .	9 F <sub>1</sub> birds
F <sub>2</sub> 206.1—3; 282.1—20 + F <sub>2</sub> 276.1—28; 278.1—2 . .	53 F <sub>2</sub> „
F <sub>3</sub> 391.1—20; 1 <sup>a</sup> ; 3 <sup>a</sup> ; 4 <sup>a</sup> ; 8 <sup>a</sup> ; 9 <sup>a</sup> ; 604.1—4 + F <sub>3</sub> 573.1; 574.1—4; 607.1—4 . . . . .	38 F <sub>3</sub> „
F <sub>4</sub> 578.1—2; 580.1—4 . . . . .	6 F <sub>4</sub> „
F <sub>5</sub> 606.1—5 . . . . .	5 F <sub>5</sub> „
<hr/>	
111 hybrids born	

This number, too small altogether to draw definite conclusions, became, subsequently, very much reduced by the early death of many chickens and also by the unexplained losses of birds which died when adult, so that the number available for actual comparison is but 48.

Of the following 48 birds then, we have feathercharts;

*F<sub>1</sub> birds*

198.1 ♂; 270.1 ♂; 270.2 ♂. . . . .	3 F <sub>1</sub> males
198.2 ♀; 198.3 ♀; 270.4 ♀; 270.5 ♀ . . . . .	4 F <sub>1</sub> females
<hr/>	
7 F <sub>1</sub> birds	

*F<sub>2</sub> birds*

206.1 ♂; 206.3 ♂; 282.1 ♂; 282.2 ♂; 276.1 ♂; 276.2 ♂; 276.3 ♂; 276.7 ♂; 276.11 ♂ . . . . .	9 F <sub>2</sub> males
206.2 ♀; 276.5 ♀; 276.8 ♀; 276.9 ♀; 276.10 ♀; 276.12 ♀; 276.13 ♀; 276.14 ♀; 276.23 ♀ . . . . .	8 F <sub>2</sub> females
<hr/>	
17 F <sub>2</sub> birds	

*F<sub>3</sub> birds*

393.5 ♂; 391.10 ♂; 391.11 ♂; 391.15 ♂; 391. 16 ♂; 391.17 ♂; 604.2 ♂; 604. 3 ♂; 607. 2♂; 607.3 ♂; 607.4 ♂ . . . . .	11 F <sub>3</sub> males
391.1 ♀; 391.6 ♀; 391.7 ♀; 391.8 ♀; 391.9 ♀; 391.12 ♀; 391.18 ♀; 573.1 ♀; 604. 4 ♀ . . . . .	11 F <sub>3</sub> females
<hr/>	
22 F <sub>3</sub> birds	



*F<sub>4</sub> birds*

578.1 ♂ . . . . .	1 F <sub>4</sub> male
580.1 ♀ . . . . .	1 F <sub>4</sub> female

---

2 F<sub>4</sub> birds

Besides these, *juvenile feathers* are present of:

- 1 F<sub>1</sub> bird, to wit: 270.6
- 5 F<sub>2</sub> birds, to wit: 276.5; 276.6; 276.7<sup>a</sup>; 282.6; 282.18
- 4 F<sub>3</sub> birds, to wit: 391.3<sup>a</sup>; 391.4<sup>a</sup>; 391.8<sup>a</sup>; 391.9<sup>a</sup>

---

1 F<sub>1</sub> chick, 5 F<sub>2</sub> chicks, 4 F<sub>3</sub> chicks

*The F<sub>1</sub> generation*

While we have been able to inbreed the Bankantams, we have not been able to inbreed the Sonnerat's, so that we do not know whether they would have shown deviations from the type. The two Sonnerat-cocks used in the experiments: 195.1 ♂ and 269.1 ♂, as now stuffed, differ considerably, but this is due to 195.1 ♂ having died in full-plumage, 269.1 in eclipse plumage e. g. when the characteristic hackles with their waxy-spots were shed. Different authors do not agree as to the character of Sonnerat in nature; there certainly seem to be differences between the wild birds admitted to this group, but while some think that at different altitudes, different races exist, BEEBE considers all of them to be mere modifications. Without breeding-experiments it is of course impossible to decide who is right. As to the crossing of Sonnerat with native domestic poultry, all authors whom we have been able to consult, agree to its occurring, but differ as to the frequency of it, some considering it as quite common, others as extremely rare. We have been unable to find any account of wild hybrids between bankiva and Sonnerat, notwithstanding both species occur in the same general region in British India, but this of course does not prove that no such hybridsexist.

It is an interesting fact, that BEEBE states, that in the native villages hybrids of the native domestic poultry with *Sonnerat* are frequently seen, and that such are readily recognized by the waxy spots on their hackles, interesting because this shows, that the hybrids with Sonnerat do not run away to the Jungle — as is reported of the hybrids between domestic poultry and *Lafayetti*. This is in full agreement with GHIGI's

observation that *Sonnerat* itself is a sedentary bird, which, when let loose in Italy, remains near home.

GHIGI thinks that man has been able to domesticate sedentary birds only, not birds with an erratic instinct, and that this is the reason why pheasants have never become completely domesticated.

If this opinion holds good, and it looks very probable that it will, we must assume that *bankiva* also is a sedentary bird — and the fact, which the senior author observed in Java, that one is always sure to meet with wild *bankiva*'s at any spot where one has previously seen them, speaks strongly in favor of this — and that it is owing to this sedentary habit that *bankiva* could take so big a share in the building up of the domestic poultry. If this is really so, it is of course improbable that wild *bankiva*'s have seriously become infected with the blood of domestic poultry, as BEEBE assumes, because the hybrids will have stayed, „at home”. If it should prove that *Gallus lafayetti* is *not* a sedentary but an erratic species and this looks very probable, if the account that hybrids of it with domestic poultry go to the jungle be correct, this would also account for the fact, that this species has not been tamed and therefore taken none or but little part in the building up of domestic poultry, although it *may* have had part in the formation of the yellow legs of some domestic races. That *Sonnerati*, evidently a sedentary species, has not been tamed is curious, one might probably do it still, even in Europe, judging by GHIGI's account.

As to MR. HOUWINK's crosses with *Sonnerati*, MR. DE BAS of the Hague presented a fine pair of *Sonnerati*: a cock 195.1 and a hen 195.2. The hen died soon, without having had any progeny. The cock was mated to the bankantam-hen 201.3, a daughter of the original pair, and died at the end of the first breeding-season; so that of this pair only three hybrids were obtained, e. g. one cock 198.1 ♂ and two hens 198.2 ♀ and 198.3 ♀.

The Sonnerat-cock 195.1 and the Sonnerat-hen 195.2 are pictured on Pl. V Genetica Vol. V p. 175. Of the F<sub>1</sub> cock 198.1 ♂, we, unfortunately, can give but a part — photograph Fig. 1 and 2 Pl. IV, because this animal was killed in 1920 by a *Putorius putorius*, which ate both neck and head, as well as one of the feet. This is greatly to be regretted as we all took pride in the beauty of this hybrid, *the only one obtained which plainly showed the waxy spots on the hackles*, although these were greatly reduced. It is a great pity that this bird was not drawn before its un-

timely death and that it should so happen, that the only photo — a poor one too — which was made of it while alive, was taken when it was in eclipse-plumage e. g. had shed its hackles.

Fortunately there is a short description by the junior author, made before the bird — literally — lost its head. It says:

„The comb is fairly intermediate between that of *bankiva* and *Sonnerat*. It slants towards the bill, in *Sonnerat*-fashion, and has, posteriorly a rather large free part, such as *Sonnerat* has. Its size however is nearer to that of *bankiva*. Between the bill and the large, free, almost square part, the comb has 5 teeth. The wattles are considerably larger than those of *Sonnerat* and approach in shape those of *bankiva*.“

„In many other respects also the animal was intermediate between *Sonnerat* and *Bankiva*. Hackles and saddle resemble in general shape those of *Bankiva*, but the former have *genuine, but small waxy spots like those of Sonnerat*, which in a rudimentary state also, are present on the wingcoverts, while no trace of them is found on the saddle-feathers.“

The senior author has a distinct recollection that the hackles were considerably paler than those of *bankiva*, much more straw-colored and this recollection is confirmed by the feather-chart. This feather chart does not confirm the statement that there were genuine waxy-spots on the hackles, but the senior author knows this to be correct as he examined them together with DR. KUIPER. The only hackle-feather present on the feather chart has but a simili-waxy spot at the end e. g. a number of barbs closely approaching one another, but the original featherchart bore a note in the writing of the senior author, saying that this hackle should be replaced by one with a genuine waxy spot, which unfortunately, has not been done. The wingcovert of the featherchart has a genuine waxy spot.

As to the parts, left after the dinner of the *Putorius*, the *Sonnerat*-character is very apparent in the white median stripe of the feathers of the breast and belly, which in shape also are *Sonnerat*-like. The white median stripe however becomes, on the feathers of the belly especially, very narrow by extension of the black.

The *Sonnerat*-cock has a zone of specialised feathers, a belt — we shall refer to it in future as to the *Sonnerat-belt* — between the breast and the belly. The feathers of this *Sonnerat-belt* are characterised by a brown tip and waxy brown spots; the hybrid shows the brown but not

the waxy spots. The whole *Sonnerat*-belt of the hybrid however is much more conspicuously brown than that of *Sonnerat*, and even the breast of the hybrid has some brown. The outer margin of the breast-feathers of *Sonnerat* is white, while it is yellowish to brown in the case of the hybrid. This bankivian influence is also apparent in the much more intense black of the „black” part of those feathers, this „black” being no genuine black, but a dark gray, in the case of *Sonnerat*. A note, made during a visit to Mr. BLAAUW at 's Graveland, says that our hybrid has a marking of the breast of a similar type as that of Mr. BLAAUW's hybrid between a female black Bantam and a *Sonnerat*-cock and that the waxy spots on the wingcoverts of the two hybrids also are similar. At that time, our cock already had lost its head but my recollection is, that the waxy spots on the hackles of Mr. BLAAUW's hybrid were more distinct than those of our cock.

Mr. BLAAUW's hybrid has the red shankstripes characteristic of *Sonnerat*; whether these were present in the case of our hybrid or not, we are unable to say, judging from their presence however, on other, less *Sonnerat*-like, hybrids in Mr. HOUWINK's experiments we feel confident that they were.

On the dorsal side, the influence of the bankantam-mother is apparent in the yellowish to brown color of the margin of the feathers, which are white in *Sonnerat*. The influence of *Sonnerat* is shown in the white median stripe of the dorsal feathers and especially in the bluish colour of the central part of the saddlefeathers, which in shape are somewhat intermediate between those of *bankiva* and *Sonnerat*, with a decided leaning towards *bankiva*. The *bankiva*-influence is again very strong in the green color of the upper tailcoverts, while the lower tailcoverts are violet with a touch of green, differing from the decidedly bluish violet of the tailcoverts of *Sonnerat*. The large tailfeathers are very much broader than either those of *Sonnerat* or of *Bankiva*, while they have a dark violet shine, differing from the almost undefinable „blue with a trace of green” of *Sonnerat*.

On the wing, the influence of *bankiva* is dominant in the shape of the upper wingcoverts which is quite *bankivian*, while the influence of *Sonnerat* is seen in the presence of rudimentary waxy spots. The larger wingcoverts are greenish, not violet.

Of the female F<sub>1</sub> hybrids, 198. 2 and 198.3, we have but incomplete feather-charts.

Fortunately we have of 198.2 the following description:

„Comb and wattles well developed <sup>1)</sup>, considerably more developed even than those of the mother e. g. of the bankantam-hen. The colour of the eye-lids and of the iris is very similar to that of the mother, the bill however is distinctly more yellow. *On the ventral-side nothing is visible of the Sonnerat-pattern*, even the sub-marginal black stripes, which are present on the breast feathers of both *Sonnerat* and *Bankiva* are absent, except on the sides of the bird. The reddish brown colour is present all over the ventral side, so that *Bankiva* decidedly dominates as far as the ventral side is concerned.

As to the dorsal side: the best description which can be given is to refer to it as a light-coloured bankiva. If one designates the bankiva-hen as golden partridge in colour, one SHOULD CALL THE HYBRID HEN A SILVER PARTRIDGE” <sup>2)</sup>.

As far as the feather-charts allow the pronouncing of a judgement, the two birds 198.2 ♀ and 198.3 ♀ have been very much alike, 198.3 had evidently a little more red in its pigment than 198.2. Both birds show a median, white, *Sonnerat*-stripe on the feathers of the back.

*If we take this F<sub>1</sub> generation as a whole, it must be called intermediate with a distinct leaning towards bankiva, but with a silver color in the case of the hens.*

The only other F<sub>1</sub> generation obtained was from the cross bankantam 201.2 ♀, the mother of the bankantam used in the former cross, with the *Sonnerat*-cock 269.1 ♂ of Mr. BLAAUW; unfortunately this cock also died at the end of its first breeding season, in 1916. These early deaths must be considered as accidental, as Mr. BLAAUW in 's Graveland keeps his *Sonnerat*'s alive for a much longer time. The reason probably lies in the difference between the small runs in which Mr. HOUWINK had to keep his animals, and the beautiful, large, aviaries of Mr. BLAAUW.

The F<sub>1</sub> of the cross with Mr. BLAAUW's cock consisted of 6 chickens, 4 of which, two cocks 270.1 ♂ and 270.2 ♂ and two hens 270.7 ♀ and 270.5 ♀ reached adult age, while 270.3 and 270.6 died young.

Of these 270.4 ♀ and 270.2 ♂ are, at the present moment, still alive, all vicissitudes caused by the war, notwithstanding.

<sup>1)</sup> The stuffed *Sonnerat*-hen has a rudimentary, single, serrated, comb and no wattles.

<sup>2)</sup> This, as we shall see later on, is an important point.

The  $F_1$  cock 270.1 (Pl. IV, fig. 3) shows the Sonnerat-influence very distinctly on the ventral surface by the white median stripe on the feathers, as well as by the presence of the sonnerat-belt. The brown margin of all the feathers however is so dark that the Sonnerat-belt does not jump into the eyes by any means. The whole bird is very much darker, on account of the intensity of the brown mentioned, than the  $F_1$  cock 198.1 and differs from it also by the peculiar, short-triangular, shape of the breast-feathers, which more over are very much smaller than on that  $F_1$  cock and together form a kind of cushion, making the breast look distended. (Fig. 3 Pl. IV). The black between the white median stripe and the darkbrown margin is very much blacker than in Sonnerat; this intense black, as well as the darkbrown, evidently being due to the bankantam-mother. The shanks showed the red longitudinal stripes of the Sonnerat-father, very distinctly. The hackles form together a collar of a very regular pattern, due to the very broad black stripe of each individual hackle, and its gold-stone colored border. These hackles are quite different from those of the  $F_1$  cock 198.1, less *bankiva*-like; in fact they are almost exactly intermediate in shape between those of Sonnerat and those of *Bankiva*. Of the waxy spots of Sonnerat nothing however is left, except possibly a terminal simili-spot, consisting of closely adpressed barbs, while rudiments of the other spots are present on some of the hackles in the form of yellow spots on the otherwise black center of the feather. The dorsal plumage is much like that of *bankiva*, while lower down in the saddle-feathers, again intermediate in shape between those of Sonnerat and *bankiva*, the *bankiva* influence is visible in the goldstone-colored border and that of Sonnerat in the light median stripe (yellow instead of white however) and in the bluish violet colour of the center, while the tailcoverts again have a simili-waxy tip. The greenish blue of the tailfeathers also is *sonneratian*. One of the tailcoverts is conspicuously crossbarred with violet, a condition not present in either *bankiva* or Sonnerat, but sometimes in hybrids of *bankiva* with *varius*.

There is also a faint indication of the Sonnerat spots on the lateral parts of the Sonnerat-belt and on the wingcoverts, though, at the latter place, very much less so than in the case of the  $F_1$  hybrid 198.1. Some of the larger wingcoverts have a curious green crossbar on the violet surface, which is frequently mottled with brown. The secondaries show the cinnamon of *bankiva* on the outer web, which however is



Fig. 3. Bankantam  $\times$  G. Sonnerati  $F_2$  276.7

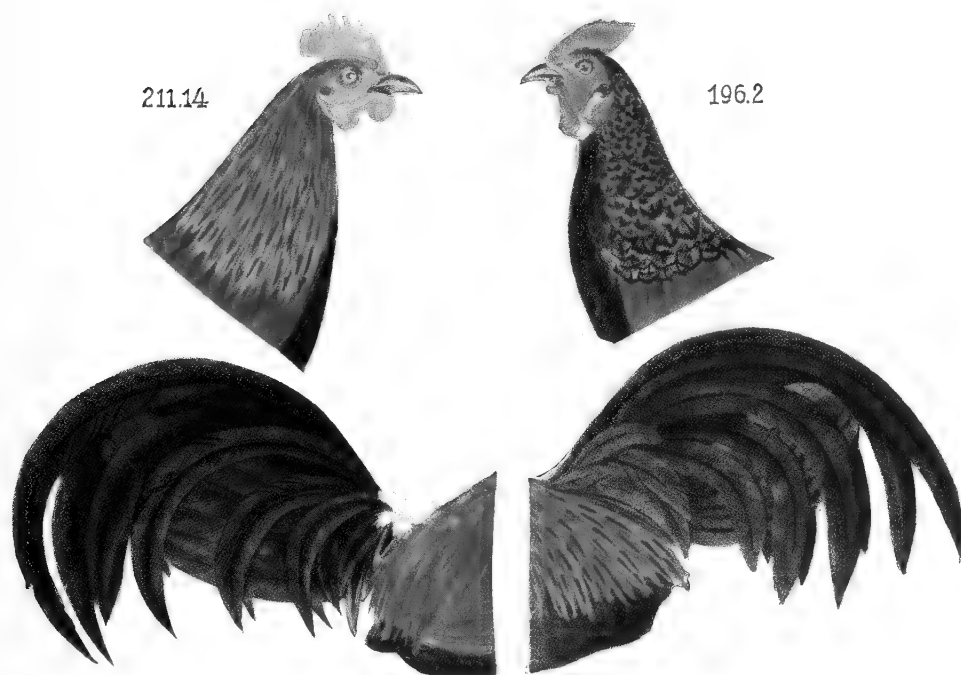


Fig. 4, rechts: 196.2  $F_1$  Bankantam  $\times$  G. varius = G. Temminckii  
links: 211.14  $F_1$  Bankantam  $\times$  G. Temminckii.





mottled with black, while those of *Sonnerat* are all black. Finally the shoulder-coverts of the wing have the white median *Sonnerat*-stripe.

*Taken all in all, this F<sub>1</sub> cock may be described as almost exactly intermediate between Bankiva and Sonnerat.*

Not so its brother: 270.2 ♂ (Pl. IV fig. 4, colored Pl. II fig 1) which can be described from the living specimen. The comb is rather large with a square free posterior end and 5 large and 2 small teeth between it and the bill. It has three folds anteriorly; the wattles are large, and well developed earwattles are present. Comb and wattles, as well as the skin of the face, are darkred, the center of the earlappets white, the bill is of a yellowish horncolour with considerable black in the upper mandible. The iris is yellow, radially spotted with brown. The earcoverts are bristly, yellow. The hackles are orange yellow, paling posteriorly, have a white shaft stripe and a bluish black median part. They show distinct simili-waxy spots at the tips. The feathers of the back and the wingcoverts together form a marroon cross-zone with rudiments of *Sonnerat* waxy spots broadening on the wingcoverts. The saddle-feathers are much like the hackles, they and the wingcoverts, which have still an orange margin, showsimili-waxy tips. The tailcoverts are bluish; some with distinct violet crossbars, the tailfeathers black with a strong green gloss. The breastfeathers have a white shaftstripe and are laced with brown. The *sonnerat*-belt is very clear under the wingcoverts; the lateral feathers below this belt are black with a white shaftstripe and laced with pale brown. Otherwise the undersurface is black with a greenish gloss. The thighs are covered with small black feathers, laced with pale brown. Shanks and toes dark yellow, spurs black. *The whole animal is a beautiful rather large Bantam.*

The hen 270.4, also alive, is a very small animal, (Fig 5 Pl. IV, Fig. 1 Pl. IX) on the dorsal surface quite bankivian. It has a small comb., reduced to a ridge in front, the backpart, small also, stands almost upright and has three long teeth in front, three small ones at the back, the wattles are very small, the earlappets also, the latter have a greenish center. Face, wattles and comb rather pale red. Bill like the one of the cock. Grayish-yellow bristly earcoverts. Hackles with a white shaftstripe, a black median part and yellow margins. Backfeathers and saddle irregularly striped with black, rather than mottled, and with a grayish margin. Wingcoverts more brownish; also the shaftstripe. Secondaries

mottled till striped with black some with a faint indication of cross-bars. Primaries black. Throat pale, but chocolate on the sides. Breast pale, almost white in the center, submarginal black stripes and some brown however present on all breastfeathers, especially towards the flanks, belly almost white except on the flanks. Tighs dirty white. Shanks and claws greenish-yellow.

The hen 270.5, stuffed, (Pl. IV. fig. 6 and 7) is also a small animal, its comb also is reduced to a ridge in front, the small posterior part of it also is upright, smaller still than in 270.4 and has but 3, or perhaps four small teeth; very small wattles are still discernable, bill rather dark. Ear-coverts as of 270.4, hackles also. On the feathers of the back the white median stripe is conspicuous; also the light margin, in all other respects much like 270.4. The greatest difference with 270.4, lies in the very decidedly *varius*-like barring of the secondaries and tertiaries, with an approach to pencilling on the tertiaries. The primaries are not black but brown gray with the outer vane more brownish. The breast is still whiter than in the case of 270.4, the feet and claws are lead-colored.

*The  $F_1$  of the cross bankantam  $\times$  Sonnerat, consequently is heterogene, doubtless due to the heterozygosity of the bankantam material. Of the 3 cocks 198.1 leans much towards Sonnerat, 270.1 is almost intermediate and 270.2 leans most towards bankiva.*

*Of the four hens 198.2 has the comb and wattles even stronger developed than in the case of the bankantam mother, of 198.3 nothing is known about this point; 270.4 and 5 both have the comb and wattles very small. All hens have the undersurface more or less bleached, probably due to Sonnerat-influence, but 198.2 and 3 have retained the cinnamon in the center of the breast, while this has almost disappeared in the case of 270.4 and quite in that of 270.5 at that place. The secondaries of 198.2 and 198.3 are not known, 270.5 has them mottled, 270.4 distinctly cross-barred, this latter difference being already present among the bankantams.*

It is worth calling attention to two points:

- a) that there is a kind of „bleaching” in the  $F_1$  hens, leading to a silverpartridge-like color of the neck-feathers in one of them, 198.2, and to a considerable amount of white on the belly's of all of them, while none of them showed the typical Sonnerat-pattern on its belly.

- b) that the most typical Sonnerat-character: waxy spots on the hackles of the cock was almost absent in the  $F_1$  birds, one  $F_1$  cock only showing distinct, although very reduced, waxy-spots, while none of the others could attain more than simili-spots.

Nor did this character reappear in any birds of successive generations, which (perhaps) is explained by the comparatively small number of them: 34 cocks in all, available for inspection. The most probable explanation is, that the reduced waxy spots are caused by but one chromosome of Sonnerat and that waxy spots not show plainly unless a pair of such chromosomes is present. In favor of this view, is the fact, that GHIGI, as the fig. 1 of Pl. V shows, got very distinct waxy spots by backcrossing  $F_1$  hybrids of *Sonnerat* and domestic poultry with *Sonnerat*-cocks.

In such back crossed animals, GHIGI also obtained the typical Sonnerat-breast of the hens, so that a pair of Sonnerat-chromosomes is probably also necessary to produce that breast-pattern. (Pl. V fig. 2).

### *The $F_2$ generation*

The hybrid cock 198.1 (Pl. IV fig. 1—2) was paired with each of his sisters. With 198.2 ♀ he got three chicks in 1917: two cocks 206.1 ♂ and 206.3 ♂ and one hen 206.2 ♀.

All three attained adult age: 206.3 ♂ however, born, as the others, on the 15th of April 1917, died already on the 3d of July 1918, while 206.2 ♀ and 206.1 ♂ became the parents of the  $F_3$  generation: 391.

Now two of these  $F_2$  animals 206.1 ♂ and 206.3 ♂ are dead and stuffed, 206.2 ♀ is alive.

The same hybrid  $F_1$  cock got with his other sister 198.3 ♀ (very much like 198.2 ♀) the  $F_2$  282. In 1917 but one chick, a male — afterwards numbered 282.18 ♂, was born; it died 13 Febr. 1919 when it was not much more than half grown and still had the strong crossbars characteristic of the primary plumage on the secondaries of the wing.

In 1918 17 eggs of this cross were incubated, from which 8 chicks were hatched, while all the other eggs (9) contained full term chicks, so that fertilisation had been perfect and death in the egg was probably accidental. Notwithstanding the great food-difficulties of the wartime 3 of the 8 chicks born were raised to adult age to wit:

282.1 ♂ born Aug. 11 1918, sent to Mook Dec. 1921, still alive March 1923.

282.2 ♂ born Aug. 11 1918, sent to Mook Dec. 1921, still alive March 1923.

282.3 ♀ born Aug. 11 1918, no further record, disappeared in some way.

An earlier brood of the same year, gave 5 chicks on April 25. 1918 two of which were found dead on April 27, while the other three were missing on that same day, evidently carried off by some predatory animal, which may also have been the cause of the death of the other two. The two dead chicks were stuffed.

The other F<sub>1</sub> cock 270.1 ♂ was mated to his sister 270.5 ♀ and gave the F<sub>2</sub> generation 278.

## 1918

278.1 ? born 1918 . . . . . died as chick

278.2 ? " " . . . . . died as chick

in 1919 no result was obtained from this pair.

A better result we got by pairing the cocks 270.2 ♂ with his sister 270.4 ♀ which gave the F<sub>2</sub> generation 276.

## 1918

276.1 ♂ born 1918 sent to Mook Dec. 1921 still alive March 1923

276.2 ♂ " " " " " " " "

276.3 ♂ " " died 1919

276.4 ? " " disappeared 1918

276.5 ♀ " May 10 1918 died Sept. 8 1918

276.6 ? " " " " " " " "

## 1919

276.7 ♂ born April 8 1919 sent to Mook Dec. 1921 still alive March 1923

276.8 ♀ " " " 1919 " " " " 1921 " " " "

276.9 ♀ " " " 1919 " " " " 1921 " " " "

276.10 ♀ " " " 1919 " " " " 1921

276.11 ♂ " " " 1919 " " " " 1921

276.12 ♀ born May 22 1919 (almost white when born) died 1920

276.12a ♀ " " " 1919 sent to Mook Dec. 1921 still alive March 1923

276.13 ♀ " " " 1919 " " " " 1921 " " " "

276.14 ♀ " " " 1919 " " " " 1921 (almost white when born)

276.15 ? " " " 1919 colour of *bankiva* when born died 1919

276.16 ? " " " 1919 almost white when born died 1919

276.17 ♂ born June 30 1919 sent to Mook Dec. 1921

276.18 ♂ " " " 1919 almost white when born died? 1919

276.19 ♂ " " " 1919 almost white when born died 1919

276.20 ? " " " 1919 color of *bankiva* when born died 1919



„It looks like a barnyard cock with a very large comb with two small teeth at the proximal side, three large upright teeth more distally and a large distal part without teeth. Ear and gullar wattles large; the comb is very rough, warty, on the lateral sides. Earwattles red. Iris dark goldstone-color. On the ventral surface of the body three zones can be clearly distinguished because between the very pale breast and the nearly black belly a broad brown Sonneratian zone is present (Pl. V fig. 3). In the shape of the feathers of the ventral surface the influence of Sonnerat is plainly discernable. On the dorsal surface the animal is chiefly bankivian, a black median stripe however is present on the hackles and on the saddle feathers.

The stuffed animal shows these characters very well, we may add to them: the violet gloss of the tailfeathers and of the greater wing-coverts and also perhaps the straw colour of the saddle and especially of the hackles, which are distinctly paler than in the case of *bankiva*-or of bankantam-cocks. The complete absence of the Sonnerat waxy spots, plainly visible in the  $F_1$  father, should especially be noted.

The small  $F_2$  cock 206.3 died in rather poor condition. The only characters which it may have derived from Sonnerat are the black median stripes on the saddle feathers and on the hackles and the peculiar bluish green gloss on the tailfeathers. In all other respects it is a bantam, very close to *bankiva* with an almost pure black ventral surface with the exception of a little brown on the breast. There is an indication of partial whiteness of the tailcoverts.

Half-brothers of these  $F_2$  cocks, from the same father but from their mother's sister, are the cocks 282.1 ♂ and 282.2 ♂. Of the cock 282.1 ♂ (Pl. IX fig. 7 and Pl. V fig. 4) the junior author says in his notes:

„This cock has the same bankivian pattern on the back as the cock 206.1, but is decidedly darker and therefore more like *bankiva*. The last traces of a possible Sonnerat-influence have disappeared in the hackles. Ventrally also the animal is more like a *bankiva* and darker than 206.1. Breast and belly are black, mottled with brown and the differentiation in three zones is obsolete, the comb is darker red and more incised than in the case of 206.1”.

In the spring of 1923, when this bird came under the care of the senior author, he wrote: „The description stil holds good in 1923; the animal looks very much like one of our bankantams with a mottled breast, the larger wing coverts have a violet gloss; it is especially noteworthy

that the hackles are quite *bankiva*-like without a black median stripe on the feathers" At the time when this is written, the 24th of December 1923, the animal is still alive and in prime condition and now shows the Sonnerat belt between breast and belly very plainly, as the photo on Pl. IX fig. 7 shows distinctly.

Of the *cock 282.2* ♂ the junior author wrote: „Is best described as a somewhat heavy *bankiva*-cock; the breast is almost black, contains but a very few brown feathers; but the bill is distinctly yellow and the legs are green-yellow."

The photo's (Pl. IX fig. 6 and Pl. V fig. 5), taken in 1923 and 1922, show the heavy build of the bird very distinctly, with the exception of this embonpoint, the animal is distinctly bankivian without a trace of black median stripes on the hackles. In the spring of 1923 a Sonneratian influence was apparent in the presence of rudimentary waxy spots on the collar, which jumped into the eye when the collar was observed as a whole. Examination of these spots with a lense showed however that they were not, as in true Sonnerats, broadenings of the shaft, but mere simulations by convergence of barbs near the tip. Similar arrangements can be seen on the collar-feathers of barred Plymouth rocks.

To day (Dec. 24 1923), now the cock is not quite through its moult, these simili-spots are not at all conspicuous.

*The F<sub>2</sub> cock 276.1* (Pl. IX fig. 2) is almost a *bankiva*; it has however a black stripe in the median line of the hackles and of the saddlefeathers and a violet gloss on the greater wingcoverts, the tail being green. Breast and belly are almost black, a little mottled with brown.

There is a Sonneratian brown zone between the breast and belly and a simulation of waxy spots by converging barbs near the tips of the neck-feathers.

*The F<sub>2</sub> cock 276.2* is almost identical with 270.1 ♂, the latter being his uncle (his father's brother) e. g. it shows a „*varius*-influence" in the somewhat blunt shape of the hackles. There is a slightly more distinct Sonneratian influence discernable than in the case of 276.1, in as much as the shape of the feathers of the brown Sonneratian zone, between the breast and the belly, is more Sonneratian. Also the simulation of waxy spots by converging barbs near the tips of the feathers of the hackles and especially of the tailcoverts, is more distinct; those of the latter are even deceptive if not observed through a lense.

The  $F_2$  cock 276.3 is almost a pure *bankiva*; there is no trace of any Sonnerat-influence, *the brown between the breast and belly is entirely absent, the whole under surface is almost pure black*. Possibly some *varius*-ancestor is responsible for the black median stripes of the hackles and the violet gloss of the greater wingcoverts; the tail is green.

The  $F_2$  cock 276.7 Fig. 3 Pl. III, fig. 6 Pl. V is of quite a different type; it comes, as the colored plate shows, *very near to a golden duckwing*.

Of this type BALDAMUS gives the following description:

*Golden Duckwing*. Face and earlappets scarlet red „legs greyish green or greyish yellow. *Feathers of the cock*: hackles straw-yellow, feathers of the saddle slightly darker, copper-yellow; back maroon, shining; upper wingcoverts (shoulder) orange yellow, lower wingcoverts blue-black, primaries black with a white seam on the outer half, secondaries on the outside white, on the inside and at the point black, so that the closed wing looks white with a black upper border; breast, belly and thighs deep-black, the tail with a beautiful bronze shine.

The golden duckwing obtained from the Sonnerat cross consequently differs from the standard only by the presence of some brown on the ventral surface and by the presence of a black median stripe on the hackle-feathers, while, as the photo fig 6 Pl. V shows, the comb is slightly Sonneratian and, in a certain light, rudiments of Sonneratian waxy tips can be seen on the upper hackles of the neck.

The  $F_2$  cock 276.II on the other hand, comes very near to a *bankiva* or to a red black bantam; there is no trace of a brown zone between breast and belly, the whole ventral surface is practically black. The violet gloss of the wing coverts as well as the black median stripe of the hackles, may possibly be due to some *varius*-ancestor, while the greenish sheen of the tail may be due to Sonnerat. As a whole however, the animal could pass muster as a red black bantam.

#### *The $F_2$ hens*

A glance at the genealogy on p 241 shows us, that the following  $F_2$  hens are available for comparison:

**206.2; 276.8; 276.9; 276.12; 276.13, 276.14, 276.23** to which a 4 month's old chick: 276.5 may be added, all of these, with the exception of the latter and of 276.14 being alive.

206.2 ♀, (Photo Pl. V, fig. 7 and Pl. IX fig. 7) still alive, has a large



comb; it is otherwise very much like a *bankiva*, the cinnamon of the breast has hardly any black, white shaftstripes are very conspicuous on the back, the secondaries are faintly pencilled, the iris is of a dark gold colour.

276.5 ♀ is a 4 month's old chick, still showing the primary plumage (Pl. VI fig. 1) with its very distinct crossbars, it has sonneratian submarginal stripes on the lateral feathers of the breast and bankivian cinnamon on the throat.

276.8 ♀ (Photo Pl. IX fig. 5) is a buff-colored or wheaten-colored animal with a very light, almost white, breast and belly, a dark black and brown mottled tail and considerable submarginal black near the tips of the neckfeathers, and also on the lower half of the tailcoverts, while the secondaries are vermiculated with black. This hen is still living.

276.9 ♀, became broody in 1922 after having laid three eggs, Pl. VI fig. 2 and Pl. IX fig. 2 give a picture of this hen. It looks very much like a partridge colored bantam, and has barred secondaries. The wide central stripe of the feathers of the back, near the neck, may be due to Sonnerat.

276.12 ♀ has not been broody in 1922, laid 16 eggs from which no chickens were raised; in that year the care of the animals was however insufficient. It is, as the photos' Pl. IX fig. 4 and Pl. VI fig. 3 show, a beautiful little animal with a black tail and green legs. It is characterised by the very distinct light margins around the feathers of the back and breast, and by the barring of the wingfeathers; the colour of the neckfeathers is silvery.

276.13 ♀ (Pl. IX fig. 3 and Pl. VI fig. 4) has been broody in 1922, and laid 4 eggs from which no chickens were raised either; it is all over a little darker than the former, but, like it, approaches the pencilled type of our domestic poultry. Both 276.12 and 13 have the ventral surface very much of the same pattern as the back. This hen has yellowish green legs, green ear wattles and the tail chiefly black, while the wingfeathers are still more distinctly barred than in the case of 276.12; the neckfeathers are more straw-colored.

276.14 ♀ (Pl. VI fig. 5) was not used in the breeding-season 1922, it is a peculiarly colored animal, the neck, the ends of the wing and the tail being dark, while the rest of the body is pale, so that it looks as if it were a black animal, partly covered by a pale sheet. A similar kind of bird we got from our inbred bankantams, (to wit: 428.3) so that it

eventually is a mere segregate from these. There is a Sonneratian influence in the submarginal stripes in many of the feathers.

276.23 ♀ (Pl. IX fig. 2 and Pl. VI fig. 6) has not become broody in 1922 and laid but three eggs from which no chicks were raised; it looks very much like a partridge colored bantam but has Sonneratian submarginal stripes on the breast and belly-feathers and barred wing-coverts.

276.10 ♀ (Pl. VI fig. 7) has not become broody in 1922 and laid but 4 eggs, from which no chicks were raised, the animal got lost in Mook, so that we have only a photo of it; on this, it looks very much like a *bankiva*, with a Sonneratian influence perhaps visible in the white stripes on the breast feathers and on those of the shoulder.

*Conclusions from the F<sub>1</sub> and F<sub>2</sub> of the cross bankantam × Sonnerat.*

It is proven by these experiments, that the cross of an animal very close to *bankiva* with *sonnerati* is fertile and we shall see, that this fertility continues in future generations.

*There is consequently no longer any reason to assume, that all domestic poultry has descended from one wild species e. g. from Gallus bankiva.*

It is true that the fertility was poor, but such can also happen in strains of domestic poultry. Darwin says for instance, in his *Animals and Plants under Domestication* p. 104: „I have seen silver (Sebright) bantams, directly descended from his (Sir. J. SEBRICHT's) stock which had become almost as barren as hybrids; for not a single chicken had that year been hatched from two full nests of eggs.” It must moreover not be forgotten, that *Gallus Sonnerati* itself is a poor breeder in captivity and that our knowledge, as to the best food for them and for their hybrids, is practically nil.

*A remarkable, and to me at least, very unexpected result of this cross is the very slight visible influence of G. sonnerati in the hybrids and their descendants.*

*As we have seen, but one F<sub>1</sub> cock, 198.1, which unfortunately was killed by a Putorius, plainly showed the waxy tips of its Sonnerat-father.*

This, alone, might merely indicate a greatly dominating influence of the bankivian ancestry, but, as in none of the F<sub>2</sub> animals, nor in any of the later generations, this character reappeared, as was to be expected if it were a matter of dominance, it is doubtful whether this is the right

explanation. It may of course hold good, on the assumption that pairs of two chromosomes or more are responsible for the waxy tips of *sonnerati*, as the number of  $F_2$  animals and of those of later generations is so small, that recombinations of those chromosomes could hardly be expected to occur among so small a progeny; in the same way of course the absence of anything even approaching the Sonnerat type of hen in  $F_1$  or later generations, may be explained, but we are inclined to believe that there must be something else at the bottom of it. (see „Conclusions” at the end of this article)

*The most important fact which came to light is the appearance of the duckwing pattern in  $F_2$ , because this pattern is due to a dominating silver-factor which can not have been present in our bankantams which are black-red.*

Of this Punnett says in his Heredity in poultry p. 66:

„Again, the difference between the Duckwing and the Blackred type is one involving the presence or absence of the silver factor. The addition of the factor S to a blackred turns it into a Duckwing.

*From this appearance of the Duckwing pattern in the  $F_2$  of the Sonnerat cross, it therefore follows that the silverfactor has been introduced into our domestic poultry by crossing bankiva, in all probability, with Sonnerati, and that this has afterwards, by repeated crossing, given rise to the different silver-varieties of so many of our present races of domestic poultry.*

MR. HOUWINK is to be congratulated on this important result of his work as to the origin of our domestic poultry. There remains to be explained why the  $F_1$  birds of the cross bankantam (blackred)  $\times$  Sonnerati were *no* Duckwings as the silverfactor was introduced into the cross by *sonnerati*.

An inspection of a *sonnerati*, shows at once, that although the silver-factor must, judging by MR. HOUWINK's result, be present in it, it does not manifest itself, as neither a Sonnerat-cock nor a Sonnerat-hen can be described as „silver”.

Sonnerat must therefore contain a factor which prevents the Silver factor S to manifest itself, let us call this inhibiting factor I and assume that Sonnerat's are homozygous for both of these factors, so that Sonnerat's are SSII.

Blackreds must than be assumed to be ssii, and the  $F_1$  hybrids will consequently be SsIi, and, on account of the presence of I be unable to manifest the silverfactor which they contain; perhaps it is owing to the



The  $F_2$  blackred hen 276.9 gave, with the blackred cock 276.1, the  $F_3$  generation 607 consisting of the following birds:

607.1 sex unknown born June 5th 1921      disappeared July 21 1921  
 607.2 ♂ born June 5th 1921 sent to Mook Dec. 1921 still alive Dec. 1923  
 607.3 ♂ born June 5th 1921 sent to Mook Dec. 1921 stuffed Feb. 13 1922  
 607.4 ♂ born June 5th 1921 sent to Mook Dec. 1921 stuffed Febr. 13 1922

Of these 3 cocks two are yellow Duckwings, to wit 607.2 (still living Pl. IX fig. 8) and 607.4, while 607.3 is blackred e. g. contains the gold-factor.

Either one of the blackred parents consequently must have possessed the silverfactor  $S$  and also the inhibiting factor  $I$  which prevented it to manifest itself.

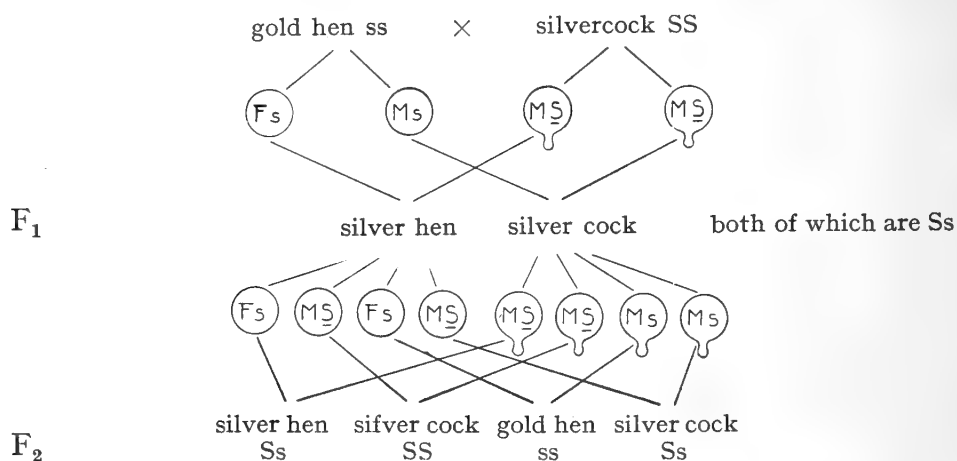
Before we proceed to discuss this point, we must remind the reader of the way in which the silver and gold factors behave in crossing.

The hen in poultry is heterozygous, as to sex, so that it forms two kinds of eggs  $M$  eggs (male ones) and  $F$  eggs (female ones). The gold factor, to be indicated by  $s$ , (absence of  $S$ ) enters as willingly into the  $M$  as into the  $F$  eggs, but the silverfactor  $S$  refuses to enter into the  $F$  eggs and consequently only occurs in the  $M$  eggs of a silver hen.

The cock, on the other hand, forms but one kind of gametes,  $M$ , half of which, in a heterozygous silvercock, contain the factor  $S$  while the other half does not.

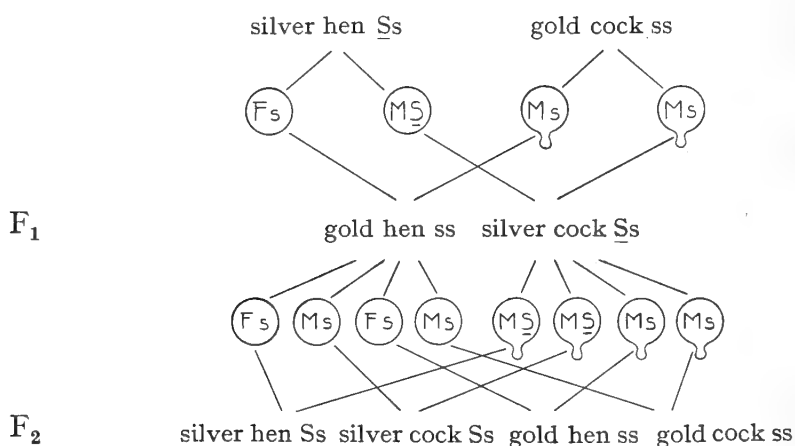
We consequently see that a silver hen is always  $Ss$ , a silvercock may be either  $Ss$  or  $SS$ , and both a gold hen and a gold cock are always  $ss$ .

The following cases are therefore possible:



From a cross of a gold hen with a silver cock we consequently get in  $F_2$  no gold cocks.

From the reverse cross we do.



Our case can therefore most easily be explained by the assumption that the cock 276.1 was  $Ss$  like the  $F_2$  silver cock in the above scheme and that the hen 276.9 was golden  $s.s.$ ; and that the silver factor  $S$  was suppressed by the inhibitor factor  $I$  in the cock 276.1, as in that way the appearance of the red black cock 607.3 would be fully explained.

We have however no certainty that this is the real explanation as the gold cock 607.3 may also owe its black redness to the inhibiting factor  $I$  in the presence of the silver factor  $S$ . By its premature death we were unable to test it as to this point.

*One thing however is certain, either the hen 276.9 or the cock 276.1 must*

*have possessed the silverfactor, notwithstanding the fact that both are black red.*

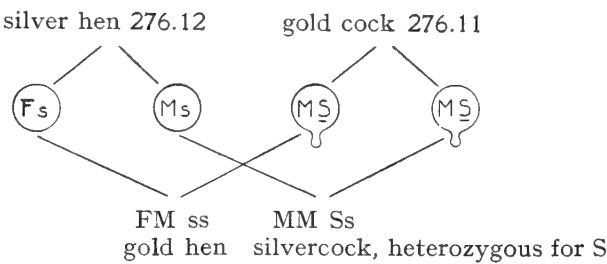
Now let us consider the other  $F_3$  animals.

The hen 573.1, the only one raised from the 573 experiment, was born May 25 1920, sent to Mook Dec. 1921 and in the spring of 1923 to the senior author, where she still is.

She is an almost exact replica of her silvery mother, but golden, while the mother is silver.

This is, as it should be, because a silver hen is always  $Ss$  and a gold cock (the father 276.11) is — if we abstract from the possible presence of the inhibitor factor  $I$  — always  $so$ .

We therefore get :



The same black red cock 276.11 gave with the silvery hen 276.13, the sister of the one used in the former cross, 4 chicks: 574.1 ; 574.2 ; 574.3 ; 574.4 born on April 6 1920, all of which died immediately after birth.

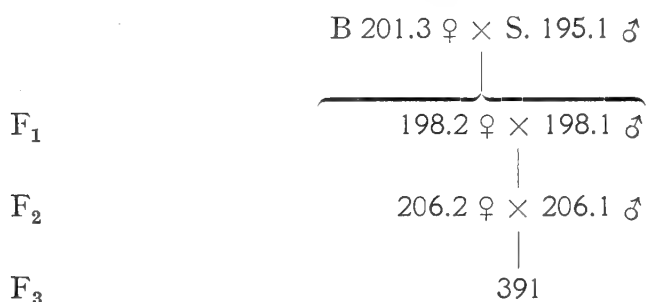
The junior author noted down at the time : „Two of these chicks were brown with a black dorsal stripe, one was a little lighter, one almost white with a small dark spot on the back.”

Of the chicks to be expected from such a mating Punnett l. c. p. 66 says :

„A silver grey hen mated with a black red cock will give chicks of two types in down color viz. ordinary brown striped chicks and the silvery-blurred brown-striped a form characteristic of the Duckwing.type. The former will be the pullets, the latter the cockerels.”

Probably therefore the „lighter brown” chick was a silvery blurred striped one e. g. a duckwing cockerel, the two brown striped ones golden pullets and the nearly white one a pale colored or wheaten colored segregate from the bankantams, similar to the ones we got from the inbreeding of these.

Let us now look at the  $F_3$  descendants of the other *Sonnerati*-cock. Their genealogy runs thus :



Of this pairing of the F<sub>2</sub> hen 206.2 with her brother 206.1. the following results were obtained:

1918

Incubation of 8 eggs, 5 of which turned out to be unfertilized.

391.0	born May 31 1918, died very shortly after birth
391.1 ♀	" " " " sent to Mook Dec. 1921, to the senior author 1923 still alive Dec. 29 1923
391.2	" " " " disappeared when still a chick

1919

391.3 ♂	born May 13 1919 died June 5 1919
391.4 ♀	" " " " died some time 1919
391.5 ♂	" " " " died 15 Nov., sent to Leiden to be stuffed 16 Nov. 1921
396.6 ♀	" " " " died 17 Nov. 1921 sent to Leiden to be stuffed 17 Nov. 1921
391.7 <sup>a</sup> ♂	" " " " sent to Mook, Dec. 1921, to the senior author 1921 still living 29 Dec. '23
391.8 ♀	" " " " no record, feather chart present
391.9 ♀	born June 22 1919 no record, feather chart present
391.10 ♂	" " " " sent to Mook Dec. 1921 stuffed 1921
391.11 ♂	" " " " " " " " " " to the senior author 1923 still living 29 Dec. '23
391.12 ♀	" " " " no record, feather chart present
391.13 ♀	" " " " no record
391.14 ♀	" " " " no record

1920

391.15 ♂	born June 19 1920 sent to Mook Dec. 1921 to the senior author 1923 still alive 29 Dec. '23
391.16 ♀	" " " " sent to Mook Dec. 1921 to senior author 1923 still alive 29 Dec. '23



<b>391.17</b>	♂	born June 19 1920, sent to Mook Dec. 1921,	
		to senior author 1923	still alive 29 Dec. '23
<b>391.18</b>	♀	" " " " sent to Mook Dec. 1921	
		to senior author 1923	" " " " '23
391.19	"	" " " " a dark chick	died 1920
391.20	"	" " " " a lighter chick	died 1920

Of the other  $F_2$  birds the hen 281.3 ♀ was paired with the cock 282.1 ♂ in 1919 without any result; after the death of the hen, 281.2 ♂ was paired with the hen 206.2 and gave the  $F_3$  604 in 1921

# 1921

604.1	sex unknown, born May 25 1921 killed and	
	devoured by a cat. Aug. 8 1921	
604.2	♂ born May 25 1921 killed itself	
	in wire netting Oct. 30,	
	1921, sent to Leiden 1 Nov.	
	1921 to be stuffed	
604.3	♂ born May 25 1921 sent to Mook	
	Dec. 1921 died and was stuffed	
604.4	♂ born May 25 1921 sent to	
	Mook Dec. 1921 no further record.	

Of the  $F_3$  birds the following cocks are consequently available for comparison:

391.5	♂ in stuffed condition
391.7 <sup>a</sup>	♂ still alive
391.10	♂ in stuffed condition
<b>391.11</b>	♂ still alive
<b>391.15</b>	♂ still alive
391.16 <sup>a</sup>	♂ featherchart
<b>391.17</b>	♂ still alive
604.2	♂ in stuffed condition
604.3	♂ in stuffed condition

There has evidently been made some mistake in numbering, as there is a 391.7 ♂ and a 391.7 ♀, also a 391.16 ♂ and a 391.16 ♀. As this could easily cause confusion we have renumbered the males, so that these now read: 391.7<sup>a</sup> ♂ and 391.16<sup>a</sup> ♂.

The cock 391.5 ♂ now stuffed, shows chiefly the *bankiva* pattern, but a sonneratian brown belt between the breast and belly. The ventral surface is dark, the belly almost black, and the breast black, mottled

with brown, while its feathers have a rather conspicuous white shaft-stripe, due to Sonnerat.

On the dorsal side the hackles show a black median stripe, while the Sonnerat influence is very clear in the white shaftstripe of the shoulder coverts. The tail-coverts have a peculiar mixture of *bankivian*, *sonneratian* and *varius* colors.

The cock 391.7<sup>a</sup> ♂ which is still alive, (now numbered 391.18, photo Pl. IX fig. 11), is a very peculiar animal because it cackles almost continuously like a hen which has laid an egg. It has a red, rather warty comb, with a large proximal untoothed part, followed by one with one small and 3 large teeth, and ending in a large flap with an indentation at the lower surface. Comb, gular wattles and earlappets are rather dark red. The iris is golden with an almost white inner border. The bill is of a rather dark horncolour.

The general pattern of the dorsal side is that of a *bankiva*, but lighter, and the hackles have a dark black median stripe. There is a considerable amount of white in the shoulder-coverts, doubtless due to *sonnerati* and some white on the outer vane of the primaries; the secondaries are pale brown, the tail is bluish-green.

The ventral surface is very light, considerably lighter even than Sonnerat, but with some brown in it. The neckfeathers show both white and brown and some black in addition.

The legs are yellowish green, with some rudiments of the red Sonnerat-stripes.

The cock 391.10 ♂ is stuffed, and is very much like 391.18 ♂, especially by its pale ventral surface and the sonneratian white in the shoulder-coverts. On its dorsal surface it is slightly darker than the former.

The cock 391.11 ♂ (Pl. IX fig. 9) is still alive and is at once characterised by its blue-red comb, gular wattles and earlappets. The comb begins near the bill with a smooth part, followed by one with a small tooth, then a smooth part again, and after that 1 rather large, 1 small, 1 large, 1 small and again 1 large tooth, and finally a smooth endpiece.

On the dorsal side the pattern is chiefly *bankivian*, but as the black median stripes of the hackles are very conspicuous, the general aspect is rather different from a pure *bankiva*. The tail is greenish blue, the tailcoverts are violet. Nearly all the primaries are black, the outer ones only have a brown external seam. The secondaries are externally chiefly brown, internally chiefly black, but all are black near and at the

tips. The shoulder coverts are black, some with a sonneratian white shaft stripe. The throat is black; there is a broad, rather pale brown, sonneratian belt, while the belly is nearly black.

The legs are yellowish green with very distinct red sonneratian longitudinal stripes.

391.15 ♂ (Pl. IX fig. 10) is still alive, It has the comb broadened in front so that it almost resembles a rosecomb with a median ridge at that point, further backwards the comb is an ordinary single one with 6 teeth and an endpiece. The whole comb is rather warty, and it, like the gular and earwattles, red; *iris almost white*, with a little goldcolour at the outer periphery. Dorsally, the pattern is that of *bankiva*, the hackles, with the exception of the lowest ones, are deprived of a black median stripe e. g. *bankivian*. Shoulder coverts black with a white sonneratian shaftstripe. Secondaries brown at the outer, black at the inner side; most of the primaries with a little brown at the outer side. Tail and tailcoverts green.

Ventral surface buff, except on the sides of the throat, where there is some black. Legs lead-blue.

391.16a ♂; of this bird we have only a feather chart, which shows that it must have been very much like 391.7a ♂ (now 391.18 ♂).

391.17 ♂ is still alive; proximally the comb has 3 small teeth, followed by 4 larger ones and a distal smooth piece. Comb and gular-, as well as earwattles are red; bill of a dark horn colour. Dorsally the animal is almost a *bankiva* with hardly any black in the hackles, but with something sonneratian in the white shaftstripe of the shoulder-coverts. Tail and tail-coverts are blue green. Most of the primaries have a little white at the outer margin; secondaries brown at the outer side, but tips black.

Ventrally the throat has some black laterally, but the rest of it, as well as the breast and the belt, are of a dark buff color; the belly is black mottled with brown. Legs willowy with distinct red sonneratian, longitudinal, stripes.

604.2 ♂ is a young bird; part of the plumage is still juvenile and cross-barred; as far as can be judged, it was likely to have developed in to a very *bankiva*-like bird; the lower surface is rather dark, almost black, the legs are very dark too.

604.3 ♂, somewhat older than the former, looks very much like a *bankiva*, and is ventrally almost pure black, its legs are very dark also.

*The F<sub>3</sub> females*

At the time of writing we have before us:

391.1 ♀ stuffed, was sent to Mook in 1921 and in 1923 to the senior author, died Nov. 19 1923.

391.6 ♀, stuffed, died 17 Nov. 1921.

391.8 ♀, stuffed, died 1921.

391.9 ♀, stuffed, died 1921.

391.12 ♀, stuffed, died 1921.

**391.16** ♀ was sent to Mook in 1921, to the senior author in 1923, still alive Jan. 2. 1924.

**391.18** ♀ was sent to Mook in 1921, to the senior author in 1923, still alive Jan. 2. 1924.

604. 4 ♀ stuffed, was sent to Mook in 1921, died Febr. 1922.

Examination of these hens reveals, starting from the 6 stuffed ones, the following facts;

391.8 and 391.9 contain, as the margins of the neck-feathers show, the silverfactor S, the other four are golden.

Of these latter 391.6 is characterized by an almost white breast and belly, while 391.12, as well as (of the silver ones) 391.9, has the ventral surface „washed out” e. g. a considerable amount of white in the feathers on those parts, but still remnants of the brown and of the black.

391.1 and 604.4 are very dark birds, 604.4 especially, which almost looks as if an ordinary partridge colored hen were wrapped in a very thin, transparent, sheet of black.

391.1, 391.9, and 604.4 show no gular wattles in the stuffed condition, so that these must anyhow have been very small in the living birds, if they were present at all.

As to the secondaries, those of 391.6 and 391.9 are very conspicuously crossbarred, those of 391.1 and 391.12 distinctly so, but not so much, while those of 391.8 and 603.4 are vermiculated only.

*A crossbarring of the secondaries, so distinct as that of 391.9, occurs among wild species of Gallus, only on the hens of Gallus furcatus and Gallus lafayetti. It seems to us to be evidence of the presence of furcatus-blood in our bankantams, and, as similar markings can be seen on some ordinary partridge bantams, in our domestic poultry too.*

We feel the more confident, that this is the right explanation for the following two reasons.

- a. the hen, of Mr. Howwink's crosses, which resembles a *furcatus*-hen most, has these markings to a still more considerable degree than 391.9 and this hen 619.5 Pl. VII fig. 1 was obtained from a cross of *Sonnerat-bankantam* 276.8, an  $F_2$  bird, with our  $F_1$  cock from the cross *bankantam*  $\times$  *furcatus*.
- b. the dark colour of the hens 391.1 and 604.4, especially of the latter, is evidently due to a factor for black, and, as we shall see, there is some evidence, that the black factor in our domestic poultry is derived from *furcatus*.

Sonneratian influence is clearly seen in the median white stripes on the breast and the white shaftstripes on the back of all of the  $F_3$  hens, to a greater or smaller degree, and also in the submarginal black of the breast feathers of most of them.

Of the  $F_3$  hens which are still alive, 391.16 ♀ (Pl. IX fig. 10) has the comb, the ear lappets and the gular wattles red. Dorsally it resembles a silverpartridge, so that it certainly contains the silverfactor S; the end of the tail is black, the breast shows some cinnamon-colour, while the belly is almost white. The secondaries are partly crossbarred, partly pencilled, the legs willowy.

391.7 ♀ (Pl. IX fig. 11) has very small gular wattles, which, like the comb and the earlappets, are red; the iris is almost white or more exactly a very pale yellow, in which respect it comes nearest to *varius* (*furcatus*).

According to BEEBE namely, the iris of the hen of *lafayetti* is yellow, the one of the hen of *bankiva*, according to VORDERMAN, of the colour of burnt sienna, while BEEBE again describes the iris of the *sonnerati* hen as red to yellow and the one of the *varius*-hen as straw yellow.

The results of the  $F_3$  generation confirm therefore the conclusions we derived from the  $F_2$  generation, as to the comparatively slight influence of the *Sonnerat*-ancestor in these crosses, with the exception of the silver-factor and revealed moreover an almost certain *varius*-influence in the conspicuous crossbarring of the secondaries of some of the hens, while the very dark coloring of some of them may, as well as the pale eye color, in some cases, be also due to a strain of *varius*-blood in our *bankantams*.

The  $F_4$  generation of the cross in which the *Sonnerat*-cock  
195.1 ♂ was used

A  $F_4$  was obtained from the cross 391.6 ♀  $\times$  391.11 ♂; it got the registernumber 578.

1920

578.1 ♂, born June 23 1920, sent to Mook Dec. 1921, to the senior author 1923, still alive Jan. 2. 1924

578.2 ♀ born June 1920, died Febr. 21 1921, no further record.

Another  $F_4$  was obtained from the cross 391.7 ♀  $\times$  391.10 ♂, it got the registernumber 580

1920

580.1 ♀ born 13 July 1920, sent to Mook Dec. 1921, to the senior author 1923, still alive Jan. 2. 1924.

580.2 }  
580.3 } born 13 July 1920  
580.4 }

Of these four animals we have no other record than that at birth three were dark and one somewhat lighter; apparently three of them died young, as there is no further record of them.

The description of the two surviving  $F_3$  animals follows:

578.1 ♂ is a large animal, resembling a partridge-colored Leghorn cock, (Pl. IX fig. 13) with an enormous comb, with 6 large and 1 small teeth, the second tooth having two secondary teeth and white earlappets. The iris is very pale yellow, the comb and the gular wattles are red. The pattern is very *bankiva*-like, practically wholly so, with the exception of a little brown in the otherwise almost pure black ventral surface. The white down of the feathers at the root of the tail is visible, the tailcoverts are green-violet, the tail greenblack. The legs are pale blue with distinct longitudinal red sonnerati-stripes.

580.1 ♀ Pl. IX fig. 12 is a small hen with red comb, earlappets and wattles. The upper surface is that of a rather light partridge coloured bantam; some of the secondaries are crossbarred, others pencilled. The iris is goldstone-coloured. The breast is palebrown, the belly almost white, the tail black and brown, the legs willowy with rudimentary red sonneratstripes.

The appearance of the large cock, 578.1 ♂, similar to a partridge-colored Leghorn with its large comb and white earlappets in the  $F_4$  is interesting; conclusions can not be drawn from its appearance however, on

account of the uncertainty as to the origin of the bankantams with which the experiment began.

*The  $F_5$  generation of the cross in which the Sonnerat cock 195.1 ♂ was used.*

An  $F_5$  was obtained from the cross 580.1 ♀ × 578.1 ♂, it was numbered 606. and consisted of 5 chicks.

1921

606.1 born June 10 1921	} all killed and eaten by a cat Aug. 9. 1921
606.2   "   "   10 1921	
606.3   "   "   10 1921	
606.4   "   "   10 1921	
606.5   "   "   10 1921	

Neither the junior nor the senior author has ever seen these chicks.

Other crosses within this series of experiments were:

- a. bankantam 201.3 ♀ crossed back with the  $F_1$  cock 198.1 ♂ with the very distinct sonneratian waxy spots.

Two cocks were obtained from this cross: 271.1 ♂ and 271.2 ♂, both strongly resembling *bankiva*'s of which 271.1 ♂ showed no trace of its Sonnerat-ancestry, except possibly the black median stripe of the hackles which, however, may also be due to a strain of *varius* blood in the bankantam, while 271.2 ♂ showed an indication of Sonnerat-influence both in the simili-waxy spots at the tip of the wing-coverts, as in the circumstance that, at a point of the hackles where the second waxy spot of Sonnerat could be expected, the median black stripe is not black but brown.

- b. the  $F_3$  hen 391.7 ♀ was crossed back with the  $F_2$  cock 206.1 ♂ and gave a cock 623.2 ♂ and a hen 632.4 ♀ which were still alive at Mook in March 1923.

The cock looked very much like its father, while the hen showed some Sonnerat-influence in the rather broad white shaftstripe of the feathers of the back, as well as in the submarginal stripes of the feathers on the ventral surface.

Besides these series of experiments in which the descendants from the two Sonnerat cocks 195.1 ♂ and 269.1 ♂ were kept strictly apart, there are some animals which have both cocks in their ancestry.

The  $F_1$  hen 198.3 ♀, which had the Sonnerat cock 195.1 ♂ as its father, was *crossed back with the Sonnerat cock 269.1* ♂, this being the only time that crossing back with Sonnerat has been and could be done, on account of the early death of both Sonnerat-cocks. The resulting chicks are here enumerated

269.2 ♀ born 1916	later used in expt. 281
269.3 ♀ „ 1916	„ „ „ „ 280
269.4 ♀ „ 1917	died or disappeared.

Neither of these hens (of which we have but incomplete feather-charts) is particularly sonneratian, all resemble their own mother. Evidently therefore the hen 198.3 has split off gametes close to ordinary bankantam gametes, which have united with the sperm of the Sonnerat-cock: practically therefore the hens 269.2 ♀, 3 ♀ and 4 ♀ were  $F_1$  bankantam.  $\times$  *sonnerati* hens.

The hen 269.2 ♀ was subsequently crossed with the cock 271.1 ♂, itself arisen from crossing back the bankantam 201.3 ♀ with the  $F_1$  bankantam-*sonnerati* hybrid 198.1 ♂, which, as we saw, was almost entirely bankivian.

This cross consequently comes very near to backcrossing an  $F_1$  bankantam  $\times$  *sonnerati* hen, with a bankantam.

The result was:

1917

281.1 ♂ born May 1917	all killed purposely, to make room for more promising experiments as all looked practically like the bankantams with which the experiment began.
— 2 ♀ „ „ 1917	
— 3 ♂ „ „ 1917	
— 4 ♀ „ „ 1917	
— 5 ♂ „ „ 1917	
— 6 ♂ „ „ 1917	
— 7 ♂ „ „ 1917	
— 8 ♀ „ „ 1917	
— 9 ♂ „ „ 1917	
— 10 ♀ „ „ 1917	
— 11 ♂ „ „ 1917	
— 12 ♂ „ „ 1917	
— 13 ♂ „ „ 1917	



The hen 269.3 (see p. 260) was crossed with the cock 271.2, a brother of 271.1 ♂ mentioned on p. 260, and gave:

1917.

280.1 ♂ born 1917	}	killed purposely when adult.
280.2 ♂ „ „		
280.3 ♂ „ „		
280.4 ♂ „ „		
280.5 ♀ „ „		
280.6 ♀ „ „		
280.7 ♂ „ „		killed purposely when adult.

Of these animals we know 280.1; 3; 4; and 7, none of which show Sonnerat influence, and all of which resemble the original bankantams except 280.1 and 280.3 which have practically pure black breasts.

#### THE CROSSES WITH GALLUS VARIUS

In 1915 a beautiful *varius*-cock was received from MR. DE BAS of the Hague; unfortunately this animal also succumbed already in the year following upon the one in which it reached MR. HOUWINK.

Fortunately this cock had already, in the peculiar way described in Genetica V p. 43, paired with the bankantam hen 201.2. Notwithstanding the fact, that MR. HOUWINK saw the copulation take place, every evening, during a week, but 3 of the 10 eggs laid, hatched a chick, these got the series-number 196.

1915.

196.2 ♂ born autumn <sup>1)</sup> 1915, sent to Mook Dec. 1921, to the senior author 1923, still alive Jan. 2. 1924.

196.3 ♂ „ „ „ died 1915

196.4 ♀ „ „ „ died 1915.

It is a great misfortune that the hen 196.4 died, apparently when

---

<sup>1)</sup> This is derived from the statement of MR. HOUWINK l. c. p. 44, that intimacy between the hen and the cock did not begin until towards August. It is to be regretted that the date of the birth of these important chicks is not recorded.

about 3 months old, as this death, in connection with the death of the *varius*-cock, made the obtention of an  $F_2$  impossible.

This  $F_1$  hen shows strongly crossbarred juvenile plumage, very similar to that of a number of chicks obtained by inbreeding the original bankantams. The cock 196.3 ♂ evidently died at a somewhat later age, as it shows already signs of adult plumage cropping up on some parts of the body. He has a comb with delicate teeth and also crossbars on the juvenile plumage still present. As the  $F_1$  cock which became adult (196.2 ♂) and which, by the bye, in 1924 at an age of 9 years, is still fertile, has a comb almost without teeth, very like the one of *varius*, this difference between the brothers caused at first some surprise, as we imagined that *varius*-cocks always had smooth combs, but we learn from Beebe (quoted *Genetica* V p. 45) that perhaps 10% of wild *varius* cocks show very faint serrations on the posterior half of the comb and that he even once found five well marked teeth, near the posterior angle of the comb on a wild shot bird, one of these teeth was even double-notched.

Of the only cock which reached adult age, 196.2 ♂, a most beautiful animal, compare colored pl. III fig. 196.2 and pl. VIII, which, as was stated is still alive, the authors made the following description in 1920 *Bill*. Upper mandible black in the median line, horn color at the sides, lower mandible black at the base, otherwise horn-color.

*Comb*. An almost rectangular triangle, fixed to the head by the longer side of the rectangle, the hypotenusa forming the upper border of the comb. The larger, anterior part of this border is entire, the posterior part shows faint traces of five small teeth. The top of the head, immediately behind the comb, is bald and red.

The comb itself is indented laterally, so that it is almost mussel-shaped, its color is a blue-red.

*Face*, darkred.

*Eye*, Iris light yellow, with orange radii.

*Earlappets*, rather large, red, in the center irregularly spotted with yellow-white.

*Gular wattles*, small, red, musselshaped.

*Median wattle*, near the bill bluish red, further down yellowish white, the two colors passing into one another.

*Crown-feathers*, narrow, darkredbrown, with a very narrow black tip.

*Eardeck*, consists of blackbrown feathers.

*Collar*, clearly differentiated into two parts. The upper part consists of

rather long feathers which, however, are much broader than those of *bankiva*, these feathers are black in the middle and have a beautiful violet or purple gloss, they have a border or fringe of a beautiful goldstone-colour. The lower part of the collar is typically pheasant-like, the feathers which compose it being truncate instead of pointed, the goldstone fringe of the upper part of the mantle disappears more and more the further down we get until it is almost absent at the lower end of the collar, the feathers of this part having only a very narrow fringe at the tip. With the exception of the fringe, the colour of the feather is a deep purple, as are the central parts of the feathers of the upper part of the collar.

In a certain light this purple has, in addition, a green gloss. If we compare this collar with that of *varius*, we notice that the bronze-coloured zone which is present there a little above the tip, has disappeared and that the beetle-green, so typical of the *varius*-collar, has disappeared also. The whole collar makes the impression of a pheasant collar, it leaves the breast partly free and this free part has, when the bird stretches its neck, a distinctly triangular shape, with the acute top of the triangle turned towards the median wattle.

In this triangular part, the feathers which, on the rest of the ventral side of the animal, are black with a greensish metallic gloss, have partly a narrow brown border, which is best developed at the broad lower side of the triangle, thus differentiating it clearly from the ordinary breast- and belly-feathers which have no such brown margin.

*The back.* The feathers of the back are intermediate in shape between the pheasant-like feathers of the collar, and those of the saddle; the latter are very pointed, just as those of *bankiva*. Both the feathers of the back and those of the saddle have their central part purple black with a metallic gloss, giving to the whole animal its magnificent colour, while their margins have the colour of goldstone.

*Breast and belly.* With the exception of the triangular part described, the feathers of the ventral surface are black with a greenish gloss. Under the wings they are fringed with brown.

*Wing.* At the shoulder the wing is covered by black feathers with a violet gloss and a brown shaft; further down these feathers develop a brown border and gradually pass into the maroon shoulder coverts, which have some black at their base; where they touch the

saddle these shouldercoverts gradually pass into the saddlefeathers.

The lower shoulderdeck emerges below this upper shoulderdeck; it consists of pure black feathers with a violet gloss. The secondaries are black also but have a more greenish gloss and a brown border on the outer vane. The primaries are black, very asymmetrical, on account of the narrowness of the outer vane, which at its exterior border is almost creamy white.

*Tailcoverts*, purple black, the lower ones with a brown border.

*Tailfeathers*, black with a greenish-purple gloss, here especially the purple is very apparent, in a certain light a faint crossbarring can be seen.

*Legs*. Whitish pink with a slaty tint; spurs heavy, slate colored.

This magnificent animal is certainly identical with *Gallus Temminckii* Grey and we shall in future designate it by that name, in order to facilitate, the comparison of the results obtained with it, with the cross in which *Gallus aeneus*, a hybrid of some domestic strain of poultry with *Gallus varius*, took part.

#### *Crosses with Gallus Temminckii 196.2 ♂*

The bankantam hen 201.3 ♀ gave with *G. Temmenckii*, the F<sub>1</sub> 211.

#### *F<sub>2</sub> 2II*

##### *1916*

- 211.1 ♂ born 1916, died when adult or was killed purposely, and was subsequently stuffed
- 211.2 ♀ „ 1916, disappeared
- 211.3 ♂ „ 1916, died when adult or was killed purposely, and subsequently stuffed
- 211.4 ♀ „ 1916, died when adult or was killed purposely, and subsequently stuffed
- 211.5 ♂ „ 1916, died when adult or was killed purposely, and subsequently stuffed
- 211.6 ♀ „ 1916, died when adult or was killed purposely, and subsequently stuffed

##### *1917*

- 211.7 ♂ born Aug. 1917, sent to Mook Dec. 1921 and disappeared
- 211.8 ♀ „ Aug. 1917, sent to Mook Dec. 1921 and disappeared

- 211.9 ♀ born Aug. 1917, sent to Mook Dec. 1921 and disappeared  
211.10 ♂ „ Aug. 1917, died when adult, or was killed purposely, and subsequently stuffed  
211.11 ♀ „ „ „ died when adult, or was killed purposely, and subsequently stuffed  
211.12 ♂ „ „ „ died when adult, or was killed purposely, and subsequently stuffed  
211.13 ♀ „ „ „ died when adult, or was killed purposely, and subsequently stuffed  
211.14 ♂ „ „ „ sent to Mook Dec. 1921 and disappeared  
211.15 ♂ „ „ „ died when adult, or was killed purposely, and subsequently stuffed  
211.16 ♀ „ „ „ died when adult, or was killed purposely, and subsequently stuffed

## 1918

- 211.17 born 1918 was sent January 20. 1919 to Rotterdam and disappeared.  
211.18 born July 6 1918 died at once after birth and was stuffed

*The F<sub>2</sub> generation of Gallus Temminckii*

The cross F<sub>1</sub> 211.13 ♀ × 211.14 ♂ gave the F<sub>1</sub> generation 197.

## 1919

- |                          |                        |                                |
|--------------------------|------------------------|--------------------------------|
| 197.1 ♂ born May 9 1919  | died April 24 1921     | no further record, not stuffed |
| 197.2 ♀ „ „ 9 1919       | sent to Mook Dec. 1921 | since disappeared              |
| 197.3 ♀ „ „ 9 1919       |                        | died 1919, no further record   |
| 197.4 sex unknown 9 1919 |                        | „ „ „ „ „                      |
| 197.5 „ „ 21 1919        |                        | „ „ „ „ „                      |
| 197.6 „ „ 21 1919        | no record              |                                |
| 197.7 ♂ born Aug. 1919   | no record              |                                |
| 197.8 ♂ „ „ 1919         |                        | died 1919, no further record   |
| 197.9 ♀ „ „ 1919         |                        | „ „ „ „ „                      |

Another F<sub>2</sub> generation no. 218 was obtained from the cross 211.4 ♀ × 211.3 ♂.

## 1917

- 218.1 ♂ born May 1917 died or was killed purposely when adult and subsequently stuffed  
218.2 ♀ „ „ „ died or was killed purposely when adult and subsequently stuffed  
218.3 ♂ „ „ „ died or was killed purposely when adult and subsequently stuffed

A third  $F_2$  generation no. 219 was raised from the cross 211.6 ♀ × 211.5 ♂.

219.1 ♀ born May 1917 disappeared.

Subsequently the following back crosses were made:

$F_1 \times Temminckii$

$F_1$  211.8 ♀ × 196.2 ♂ (*Temminckii*) gave  $F_1$  P (counting *Temminckii* as P) 393.

1919

393.1 a chick with an *untoothed comb* born May 3<sup>d</sup>. 1919, died June 2.  
1919 stuffed

$F_1$  211.13 ♀ × 196.2 ♂ (*Temminckii*) gave the  $F_1$  P 395.

1918

395.1 sex unknown born May 23 1918 died immediately after birth

395.2 sex unknown born May 23 1918 died immediately after birth

$F_2 \times Temminckii$

The  $F_2$  hen 197.2 ♀ was put to 196.2 ♂ (*Temminckii*) and gave the  $F_2$  P 616.

1921

616.1 ♂	born Aug. 8 1921 died 1921?	<i>stuffed</i>
616.2 sex unknown	born Aug. 8 1921 died Aug. 30. 1921	<i>stuffed</i>
616.3 " "	" " " 1921 died Aug. 30. 1921	<i>stuffed</i>
616.4 " "	" " " 1921 died Oct. 1. 1921	<i>stuffed</i>
616.5 " "	" " " 1921 died as a chick	<i>stuffed</i>
616.6 " "	" " " 1921 died as a chick	<i>stuffed</i>

We find a note from August 1919 about these experiments, reading as follows:

„Contrary to the Sonnerat-*bankiva* hybrids those of *varius* are very difficult to raise. Of the eggs laid only 15% on an average hatch, the rest is not fertilised or the chicks die while still in the egg. As a consequence the experiment 393 gave this year but one chick, with a smooth comb like *varius* and this one died, when a month old. On the other hand experiment 197 gave 9 chicks, 5 of which are still living. In 1918 the fertilisation was poor also. Only two chicks were born in that year

211.7 and 211.8. All further crosses attempted gave either no eggs at all or unfertilised ones. Still the results of this year are more encouraging than those of the former. When the peculiar pairing-habits of *varius* are better understood, the results may gradually become more satisfactory". Unfortunately they did not; not a single chick was born in 1920 while 1921 gave 6 chicks only, all of which died in the same year. Nor were any chicks born in 1922 but in that year the birds were removed to Mook where it was very cold and no special attention was paid to the breeding, the eggs being left in the nests, until the female cared to begin brooding which she probably did not in most cases. In 1923 some chicks were obtained from *Gallus Temminckii* showing that this cock remained fertile although 8 years old now, but the number was small and of them some died as chicks, we shall report about these results at some future date. In 1924 this cock was still fertile.

Until this season, we were inclined to ascribe much of the poor results to the fact that all these experiments were made during the war, in which our country took no part, but was treated by the belligerents as if it did, our oversea-supplies being cut off, so that even the food for man became scarce and the obtention of food for, even so small a number of animals, as those concerned in the experiments, became almost impossible. But all this applied also to the Sonnerat-crosses which, according to the note made in 1919 were much more fertile. In 1923, when food was abundant again, the senior-author however had very poor results from the Sonnerat-crosses also, partly, but by no means wholly, due to the fact that some of the animals had reached rather advanced age. In that year the birds were kept under very good conditions and were in first rate health, still the results were poor. Experiments of this kind require a good deal of experience, especially as to the best food for the animals, so that it would, in the opinion of the senior author, be rash to conclude that *varius*-hybrids are less fertile than those with Sonnerat, as a matter of fact, the little we know of the *varius*-crosses in Java speaks against this view.

About this the HAGEDOORNS say in their „Relative Value of the Processes causing Evolution" p. 234 seq.

„These Bekisars ( $F_1$  hybrids of domestic poultry  $\times$  *varius*) are by no means sterile. In Pasoeroean where a great number of Bekisars are kept by Chinese we saw several very beautiful cocks in cages, bred from Bekisar fathers. We remember a white male with a long bluish tail and

a blue-bronze neck, of which every feather was rounded as in *varius* and bordered with black, and an enormous black cock kept by a Chinese carpenter, that had the blue comb and median wattle of *varius*.

In Ketanggorean West we saw two broods of chicks, whose father was a reddish Bekisar with bluish wings, median wattle and unserrated comb. This Bekisar (there were two males) was bred from a buff bantam male and a female *Gallus varius*.

Charcoal-burners often take a few hens with them into the jungle, where they mate with *varius* males, and produce Bekisars. They claim that hen Bekisars, which have no value commercially, are fertile with wild males, and a certain number of the apparently pure *Gallus varius* offered for sale on Java are assuredly produced by a sort of „grading” process, a repeated back-crossing to *varius*-males. If questioned as to the origin of the tame chickens, the natives of Java will declare *Gallus varius* to be the wild progenitor of all tame breeds. Although this is undoubtedly untrue, it is certain that *a great many characters common to varius are quite common in the kampong chickens of that island, such as a single median wattle, unserrated comb, blue and yellow tinge of the comb, round hackles.*”

Let us now consider the results of MR. HOUWINK’S crosses.

*The F<sub>1</sub> generation of bankantam ♀ × Temminckii ♂.*

Of this generation we have before us the males:

211.1 ♂ stuffed	211.10 ♂ stuffed
211.3 ♂ „	211.12 ♂ „
211.5 ♂ „	211.14 ♂ a photo and incomplete feather chart
211.7 ♂ a photo and an incomplete feather chart	211.15 ♂ stuffed

There is no doubt that segregation took place in this „F<sub>1</sub>” as could be expected because the father was itself a hybrid.

Three types can at once be distinguished.

- a. a type very near to bankiva 211.1 Pl. VIII; 211.3; 211.5; 211.12 (Pl.).
- b. a type chiefly bankivian but with distinct *varius*-influence in the collar, which is here differentiated into two zones as in the case of *Temminckii*, the zones however being much more bankivian



than those of the latter. The bird catches the eye at once by the shortness of the neck-hackles 211.10 (Pl. VIII).

- c. a type, which if it had reached adult age, would have developed a collar very much like that of *Temminckii*, but which differs from it by the presence of a serrated comb. A few juvenile feathers left on the specimen show the type of barring of the feathers of the *varius* hen 211.15 (Pl. VIII).

The two birds which have not been stuffed 211.7 ♂ and 211.14 ♂ belong, judging by the photo's of them, to type *a* (see pl. VIII).

*The experiment shows clearly that hybrids of bankantam's and varius segregate.*

Of the females of this generation, we have before us:

211.4 ♀ stuffed.

211.6 ♀ „

211.8 ♀ feather chart and photo.

211.11 ♀ stuffed.

211.16 ♀ stuffed.

Here also a decided segregation is seen; the two birds 211.4 and 211.6 are lighter and in the general pattern of the feathers more *bankiva* like, especially the former, which shows but very little crossbarring on the chiefly mottled secondaries, while the two latter 211.11 and 211.13 are much darker and *varius*-like, especially the latter; with very distinct crossbars on the secondaries. *There can consequently be no doubt, that bankantam-varius hybrids segregate.*

### *The F<sub>2</sub> Generation of Gallus Temminckii*

Of this generation but three adult animals, to wit 2 cocks 218.1 ♂ and 218.2 ♂ and one hen are available. All three are chiefly *bankivian* and in all three the *varius* influence is chiefly visible on the ventral surface, this being pure black in the case of the cocks, while as we saw our *bankantams* were mottled with brown; and pale in the case of the hen, moreover the secondaries of the hen are crossbarred in the typical *varius*-fashion.

### *Back-crosses*

The back-crosses F<sub>1</sub> 211.8 ♀ × 196.2 ♂ gave one chick only: 393.1 which died a month after birth and had a non-serrated comb like *varius*

Of the backcross  $F_2$   $197.2 \text{ ♀} \times 196.2 \text{ ♂}$  only chicks 616.1—6 are available, all of which are cross-barred on their juvenile plumage; 616.1 which had just begun to develop adult plumage looks, as if it might have developed a somewhat *varius*-like collar.

*Gallus aeneus* (Bekissar or bronze-fowl).

MR. HOUWINK obtained a cock of this hybrid between some domestic strain of poultry and a *varius*-male from the Zoological gardens at Amsterdam.

The cock, a very large animal; which got the number 263.1 (Pl. VIII) lies now before me in a stuffed condition. Its comb is very similar to the one of our *Gallus Temminckii*, the large indentation which makes it mussel-shaped is here also on the right side. The comb is almost entire, the two gular wattles are small, no trace of earwattles or medianwattle is visible in the stuffed specimen, which is quite bare however at the spots where they should have been, so that they may have decayed before or during preparation. The collar also, as in *Temminckii* is pheasant-like and differentiated into two parts, its feathers are somewhat more elongated than in the case of *Temminckii* however. Those in the upper zone of the collar are purplish in the center and crossbarred as the purple is interrupted by gray bands, they have a rather light; almost silvery fringe, which becomes more golden towards the crown and passes gradually into the brown color of the crown-feathers. Towards the lower part of the collar this fringe becomes smaller and smaller and finally disappears entirely from the sides and almost from the tip in the same rate as the hackle feathers become broader and more pheasantlike. These feathers also are crossbarred; purple glittering transverse bands alternate with dull black ones, they pass further down the back gradually into the saddle-feathers which are purplish black in the center and have a border of rather light gold-stone color.

The legs are yellow-white with almost white long spurs. Breast and belly are almost pure black. The wingcoverts are peculiar by their shape which approaches that of the hackles; they as well as the saddle-feathers end in tips which might be considered as rudiments of waxy-spots of a Sonneratian ancestor. The larger shouldercoverts, peeping but little out of the hacklelike ones, are purple with sometimes a little green

tint, the dull-black secondaries have a narrow, brown, frequently interrupted, outer border; the primaries with their reduced outer vane show rudiments of a similar brown border while their shafts are alternately black and almost white e. g. grossly crossbarred. The purple tail coverts are cross-barred by alternating transverse dullblack stripes while a similar crossbarring can be seen on the tail-feathers themselves, when held at a certain angle to the light.

It is a great pity that we do not know to which race of poultry the mother of this cock, or its grandmother perhaps, belonged, as it is of course by no means sure that it is a bekissar e. g. a  $F_1$  bird of the cross domestic poultry  $\times$  *varius*, it may just as well be an  $F_2$ , a backcross or any other segregate from a cross of some domestic strain with *varius*.

*The crosses with Gallus aeneus 263 1 ♂*

This cock 263.1 ♂ was put to three silver partridge bantams 192.2 ♀ 192.3 ♀ and 192.4 ♀, two of which 192.2 and 192.3 have been stuffed, so that we are sure that it really were silver partridges. This was done in the zoological gardens at Amsterdam and the resulting chicks were given to MR. HOUWINK who raised them to adult size and then gave them away or killed them, to make room for experiments of less uncertain ancestry.

All chicks were born in 1914; of them we have the following records.

*$F_1$  silver partridge bantam ♀  $\times$  Gallus aeneus ♂*

born 1914 at Amsterdam:

- 194.2 ♂ killed and stuffed.
- 194.3 ♀ killed and stuffed.
- 194.4 ♂ killed and stuffed.
- 194.5 ♀ given away.
- 194.6 ♂ killed and stuffed.
- 194.7 ♂ killed and stuffed.
- 194.8 ♂ killed.
- 194.9 ♀ killed.
- 194.10 ♀ given away.
- 194.11 ♀ given away.
- 194.12 ♂ killed

- 194.13 ? died
- 194.14 ♂ killed
- 194.15 ♀ killed and stuffed
- 194.16 ♀ killed.
- 194.17 ♀ killed.
- 194.18 ♀ killed.
- 194.19 ♀ killed.
- 194.20 ♂ killed and stuffed.

*The F<sub>2</sub> generation of Gallus aeneus*

The F<sub>1</sub> hen 194.3 ♀ gave with its brother 194.2 ♂, the F<sub>2</sub> 212.

F<sub>2</sub> 212

212.1—4, looked like ordinary bankiva chicks, or like chicks of ordinary partridge colored bantams; they were born in 1916 and died soon after birth, they are now stuffed.

The F<sub>1</sub> hen 194.9 ♀ gave with its brother 194.8 ♂ the F<sub>2</sub> 215.

F<sub>2</sub> 215

- 215.1 ♂ born 1917 in Meppel no record.
  - 215.2, sex unknown, born May 30. 1917, died 1917; no further record.
- Now let us consider the results so far as they can still be made out.

*The F<sub>1</sub> generation of Silver partridge bantam × Gallus aeneus*

The following birds are available for comparison:

A cocks	B hens
194.2 ♂ stuffed	194.3 ♀ stuffed
— .4 ♂ „	— 15 „
— .6 ♂ „	
— 7 ♂ „	
— 20 ♂ „	
— ? ♂ „	

We notice at once, that both hens are „gold” while among the cocks we find both gold and silver ones.

Now a silver hen e. g., in this case a silver partridge or silver duckwing, crossed with a gold cock must produce gold hens and silver cocks, so that the cock can not have been gold, as both silver and gold cocks were produced. Nor can the cock have been silver, because in that case the whole progeny should have been silver. Neither can we get the result obtained if the cock were heterozygous silver-gold, as in that case we should have obtained silver and gold hens, but cocks which were all silver. It is therefore probable that the gold cocks, said to have been obtained from this experiment, came from some other experiment and were mixed up with the progeny of this series, after stuffing, e. g. were wrongly numbered. If this is the real explanation, the result: gold pullets and silver cockerels, is what we would expect from the cross of a silver hen and a gold cock, so that it would follow that the *Gallus aeneus* used, did not contain a silver-factor.

There is however another peculiarity to be considered. We have seen that our *Gallus aeneus* was cross-barred. The barring factor is a sex-limited factor also. If the *G. aeneus* used had been homozygous for the barring factor the whole of the progeny should have been barred, this has not been the case, but among the silver cockerels obtained (we exclude the gold ones for the reason mentioned above) two are barred e. g. 194.4 and 194.6. They have a general pattern close to that of a duckwing, but with a decided *varius*-influence in the hackles on which, as well as on the tailcoverts, the barring is very distinct. The other silver cockerel 194.20 is silver also, but with more brown than the two just mentioned; it might be characterised as a duckwing with a considerable amount of brown; its hackles are very much like those of a *bankiva* in shape and the animal is not barred.

The *Gallus aeneus* used, consequently was heterozygous for the barring factor and should have given both barred and unbarred progeny of both sexes; that no barred pullets were born was probably due to the small number raised.

Our *Gallus aeneus* therefore must have been, either a cross between a barred strain of domestic poultry and *Gallus varius*, or it may have derived its barring factor from the female of *Gallus varius*.

However this may be, the results obtained prove, that *hybrids between domestic poultry and Gallus varius segregate*.

A CROSS IN WHICH BOTH GALLUS AENEUS AND GALLUS TEMMINCKII  
TOOK PART

This cross was obtained, by pairing 211.2 ♀, the father of which was *Gallus Temminckii* 196.2 ♂, with *Gallus aeneus* 263.1 ♂ in 1917. The result was a single cockerel 263.2 ♂ which lived a little over a year.

Its genealogy consequently was:

Bankantam 201.2 ♀ × <i>Gallus varius</i> 196.1 ♂
F <sub>1</sub> 196.2 ♂ ( <i>Gallus Temminckii</i> ) × Bankantam 201.3 ♀
211.2 ♀ × <i>Gallus aeneus</i> 263.1 ♂
263.2 ♂

This cock 263.2 was born in Meppel, July 1917 and died August 1918; it lies before me and is, with the exception of the peculiar dull black ventral surface and the somewhat broadened hackles with their wide black central parts, very much like a *bankiva*-cock.

There remain to be considered:

CROSSES IN WHICH BANKANTAMS, SONNERATI AND VARIUS TOOK PART

These were obtained by crossing the F<sub>2</sub> bankantam × *Sonnerati*-hen 276.8, with our *Temminckii*-cock, 196.2 in 1921.

The chicks born got the series-number 619.

The cock 619.2, so obtained, began to develop in the summer of 1922, a *varius*-collar and a non-serrated *varius*-comb; it would probably have developed to an animal, very much like its father, but, very unfortunately, was, while in Mook, killed by a *Putorius* in Febr. 1924, which ate the whole of the anterior part, so that it could not be made out how the collar had developed between the summer of 1923, when we last saw it, and its untimely death.

Both of the hens, 619.5 and 619.6 (Pl. VII) have a certain „jenesais quoi” which makes them the most *varius*-like hens we have obtained this is especially the case with 619.5 which shows very strong *varius*-crossbars on some of the wing- and tailfeathers, on the wing-secondaries especially, which are also present on 619.6, but not nearly so distinct. The hen 619.5 has also the small size of *varius* and its pale breast, which however has some bankivin brown, a bankivian influence can also be seen in the shape and colour of the hackles. It is a great pity, that both these animals died while at Mook, as we had great hope to

raise interesting progeny from them; of sonneratian characters we could find no trace in them. Nor are there any in the hen 620.1 ♀ the result of a similar cross of the  $F_2$  bankantam  $\times$  sonnerati-hen 276.10 with our *Temminckii*-cock 196.2 which looks very much like 619.6 (see Pl. VII) but lacks the crossbars on the secondaries and is somewhat larger.

### Conclusions

We have endeavoured to give a faithful account of MR. HOUWINK'S experiments. To do so there was but one way, e. g. to put on record all what could still be made out, as a choice could not fail to give a distorted picture. This as an excuse for the length of the exposition.

The results obtained are, this cannot be denied, of a preliminary nature only, and one might well ask whether they would have been worth publication, if the material were not so hard to obtain. We, ourselves, think not; but as the material is so hard to get, that the occasion to repeat them may not occur very soon (our own efforts to obtain the wild species used, have so far been completely frustrated), the matter takes a quite different aspect.

The most serious flaw is of course the undeniable fact, that the birds, which MR. HOUWINK bought as *bankiva*'s, were no pure *bankiva*'s, although, evidently, not very far removed from them. But even with this flaw, the serious nature of which shall not be explained away, we think that the pioneer-work of MR. HOUWINK, to which he gave much time, while he defrayed the far from inconsiderable costs, without any outside help, has not been in vain.

It has shown, beyond doubt, that hybrids between birds very close to *bankiva* on the one and *Gallus sonnerati* and *G. varius* on the other hand, are fertile, while the fact, which also came to light, that sonnerati-bankantam hybrids, are fertile with *varius*-bankantam hybrids raises the hope that *sonnerati* may be crossed with *varius*, and a fertile progeny be obtained, from which gorgeous birds may reasonably be expected to arise.

MR. HOUWINK'S experiments certainly finally dispose of the necessity to consider *Gallus bankiva* as the sole ancestor of our domestic poultry. On the contrary, the obtention of duckwings from the cross bankantam  $\times$  *Sonnerati* strongly points towards the introduction of the silverfactor into our domestic poultry by *Gallus Sonnerati*, and the obtention of dark colored birds, which again appeared in the breeding-season

1923, in connection with a similar fact mentioned by PUNNETT in his *Heredity in Poultry* p. 36, points to the introduction of the factor for black into our domestic poultry through *Gallus varius*, to which species, as suggested in the text, it may also owe the barring factor.

Taken all in all, especially also the ways in which the domesticated poultry has come to us, we do not think it very risky to suggest *that it is far more probable that in the formation of our domestic poultry all known wild species have taken part than that it is derived from a single one.*

To this view, that hybridization is at the bottom of the great diversity of our domestic poultry, MR. HOUWINK has contributed a considerable share.

It is far from us, to think that more than the first step has been put on the road which leads to a full explanation of the way in which our domestic poultry-races have been obtained. We even acknowledge that in those races, as we now know them, *Gallus bankiva* has the lion's share and it has puzzled us a good deal to find a reasonable explanation for the fact that — apart from the influence of the silver factor, the factor for black and that for barring, — so little is seen of a *sonnerati*- and *varius*-influence in our domestic races, the only very apparent influence of *varius* being the rudimentary median wattle in the case of the Sumatra-cocks.

This fact has puzzled the senior-author especially to such an extent that he has indulged in all kinds of speculations, without reaching a satisfactory conclusion, not so much because the fact that so little influence of *varius* and *sonnerati* could be seen in MR. HOUWINK's experiments, was so impressive, the progeny obtained was too small in number for that, but on account of the apparent absence of that influence in domestic poultry at large.

Quite recently it occurred to him that „natural” selection may be at the bottom of this, at first so puzzling, fact. The geographical distribution of the wild species of *Gallus* is very limited: *Gallus lafayetti* occurs in Ceylon only, *Gallus sonnerati* in British India only, while *Gallus varius* is limited to Java and to one or two small islands, which, not so very long ago, were one with it. The only exception is offered by *Gallus bankiva* which occurs all over the south-east of the asiatic continent and over a great part of the Malay Archipelago, reaching even, the Phillipines perhaps.

This certainly points towards *Gallus bankiva* being able to withstand different climates much better than any of the other wild *Gallus*-species,



and this *may be the explanation of its lion share in our domestic poultry.*

It is a very peculiar fact, that notwithstanding the long relations of the Dutch with the Malay Archipelago, and the undoubted interest of them in poultry, the very beautiful hybrids with *Gallus varius*, which the Javanese raise continuously, and which, as we know, are fertile, have not found their way to Holland and from there to the rest of the world. The only plausible reason being that they cannot stand our climate. This becomes the more probable as we learn from the Hagedoorns „that a great many characters common to *varius* are quite common among the domestic poultry of the natives” in Java, among which the pheasant-like collar, which would certainly appeal to our fanciers by its quaintness, if it is beauty alone were not sufficient, to attract them, while the only race, showing a distinct *varius* character, which has reached Europe, is the Sumatra-race, of which the cock has a rudimentary median wattle and the green colour of which may have been derived from the beetle green of *varius*.

From this it seems not so very <sup>5</sup>ricky to assume, that the crosses of wild species of *Gallus* segregate in a mendelian or related fashion (possibly differences in chromosome-number between them) but that the exigencies of the severer climates, through which the domesticated segregates passed on their way to Europe gradually eliminated [possibly by elimination of certain chromosomes] those which were furthest removed from the, ab initio, strongest component e. g. from *Gallus bankiva*, so that but a few of the factors derived from *Sonnerati*, *varius* and possibly *lafayetti*, were retained and that we had to build up our races from this „slightly infected” bankivian stock. That careful breeding can overcome this weakness of the gametes containing factors derived from *varius* at least, and that we may so become able to raise a good many new races, is proved by the fact that I obtained last year a beautiful little hen-feathered Sebright-cock with the median wattle of *Gallus varius*. The obtention of domestic races with the waxy-spots of *sonnerati* or with the *pheasant*-like collar of *varius* therefore seems to me to be quite within the range of realisable possibilities.

The presence of south-American poultry laying blue eggs on the exposition at Barcelona, points to still other species, probably even to another genus, having taken part in the production of that poultry; one feels inclined to look among the *Craccidae* for it and wonders whether this may be responsible for the crest of our crested races.

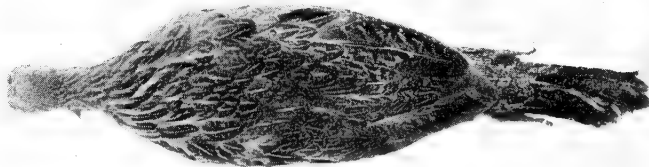
---

198.1  
Fig. 1

198.1 ♂ Fig. 2

270.1 ♂  
Fig. 3270.2 ♂  
Fig. 4270.4 ♀  
Fig. 5

270.5 Fig. 6



270.5 Fig. 7

Plate IV  $F_1$  *Bankantam* ♀ × *Sonnerati* ♂. Fig. 1. 198.1 ♂ what was left from the bird after the meal of a predatory animal. Fig. 2, the ventral part of the same cock. This bird was the son of *Bankantam* 201.3 ♀ × *Sonnerati* 195.1 ♂. Fig. 3—7 children of the cross *Bankantam* 201.2 ♀ × *Sonnerati* 269.1 ♂ Fig. 3 ventral view; Fig. 4 and 5 seen from the side. Fig. 6 and 7 ventral and dorsal view of the same hen.



Fig. 1

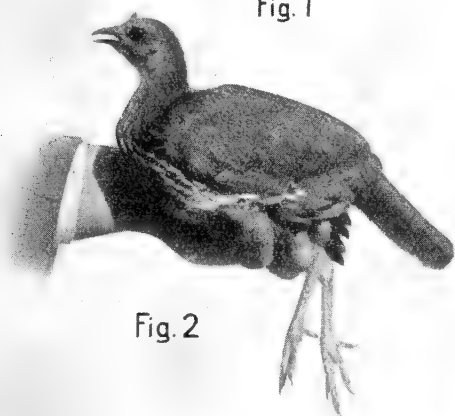
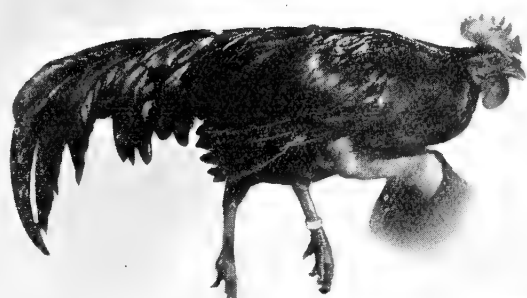


Fig. 2



206.1♂ Fig. 3



F2♂ 282.1 Fig. 4



276.7 Fig. 6



F2♂ 282.2 Fig. 5

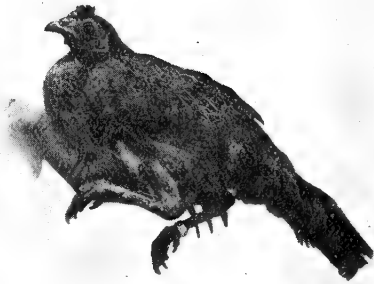


F2♀ 206.2 Fig. 7

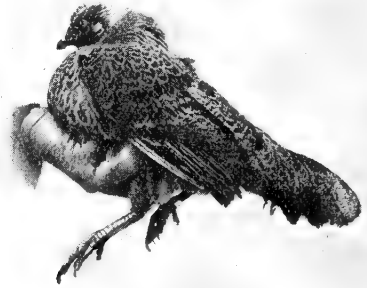
Pl. V. Fig. 1 and 2, after photographs kindly made by Prof. Ghigi at Bologna. 1. Cock obtained by backcrossing an  $F_1$  hen of the cross domestic poultry  $\times$  Sonnerat with a Sonnerat-Cock, 2. hen obtained in the same way, both animals showing very distinct Sonnerat-characters, the cock with waxy spots on the hackles, the hen in the pattern of its breast. Fig. 3—7  $F_2$  birds from the cross *bankantam* ♀  $\times$  Sonnerat ♂. Parents of these birds were 198.2 ♀, 198.3 ♀ and 198.1 ♂, see fig. 6 and 7 Pl. IX.



276.5 Fig.1



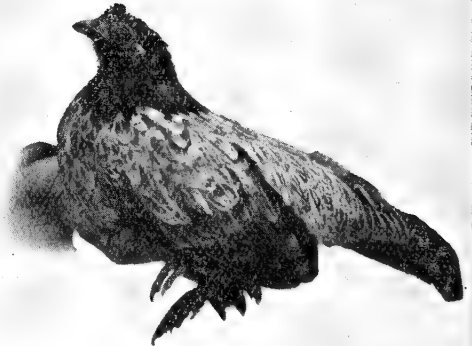
276.9 Fig.2



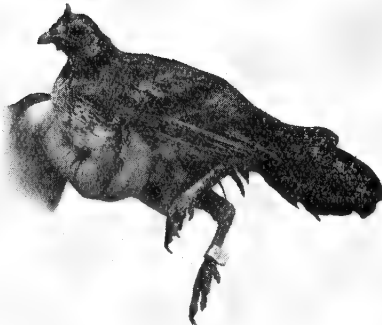
276.12 Fig.3



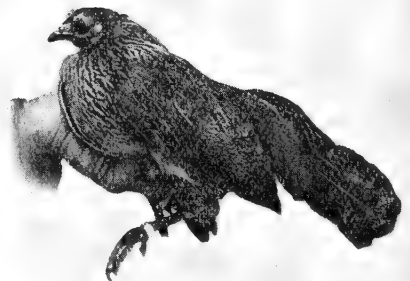
276.13 Fig.4



276.14 Fig.5



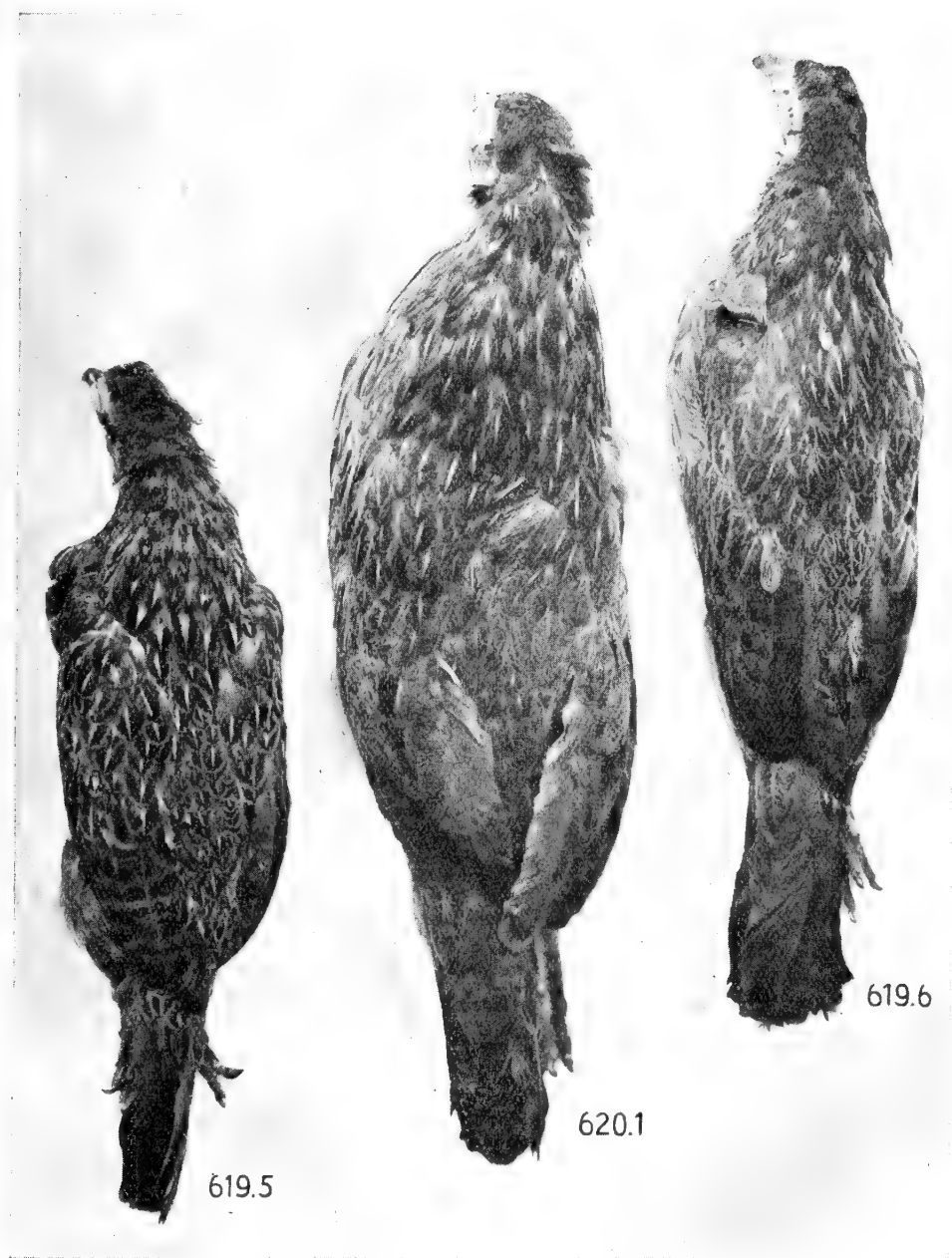
276.23 Fig.6



276.10 Fig.7

Pl. VI. fig. 1—7  $F_2$  hens from the cross *bankantam* ♀ × *Sonnerat* ♂. Parents of these birds were 270.4 ♀ and 270.2 ♂, see Fig. 1 Pl. IX.

## Pl. VII



Pl. VII, Fig. 1—3 from left to right. Hybrids of *bankantam* × *Sonnerati* × *varius*  
 Fig. 1. The hen 619.5, a child from the  $F_2$  *bankantam* × *Sonnerat* hen 276.8 × the  
 $F_1$  cock *bankantam* × *varius* 196.2, shows very distinct crossbars on some of the  
 wingfeathers; it is the most *varius*-like hen we obtained (see p. 274) 619.6, a sister of  
 the former, 620.1 a child from the  $F_2$  *bankantam* × *sonnerat* hen 276.10 × the  $F_1$   
 $F_2$  *bankantam* × *sonnerat* hen 276.10 × The  $F_1$  cock *bankantam* × *varius* 196.2.  
 This hen has no crossbars on the secondaries.



Pl. VIII. Hybrids of *Gallus varius*. 196.2 three different aspects of the  $F_1$  cock *bankantam*  $\times$  *varius* 211.14; 211.7, 211.1, 211.10, 211.15 some cocks of the „ $F_1$ ” cross *bankantam*  $\times$  *Temminckii*.









P 201.2♀ × Sonnerati 269.1♂

F<sub>1</sub>

Fig.1



270.4♀ × 270.2♂

P 201.3♀ × Sonnerati 195.1♂

F<sub>1</sub> 198.3♀ × 198.1♂ × 198.2♀

F<sub>2</sub>

Fig.2

Fig.3

Fig.4

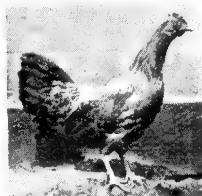
Fig.5

Fig.6

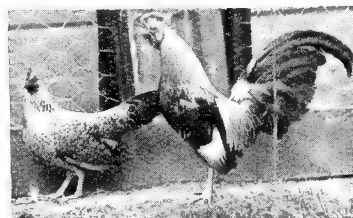
Fig.7



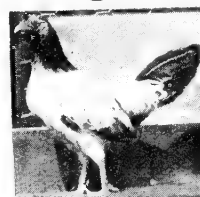
276.1♂ × 276.9♀ 276.23♀



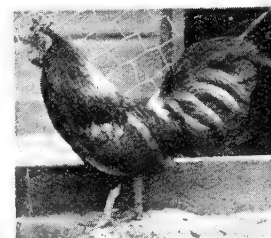
276.13♀



(276.11♂) × 276.12♀ 276.7♂



276.8♀



282.2♂



282.1♂

206.2♀ × (206.1♂)

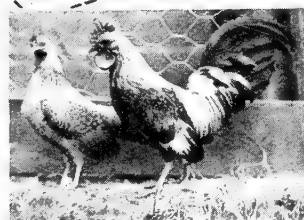
F<sub>3</sub>

Fig.8

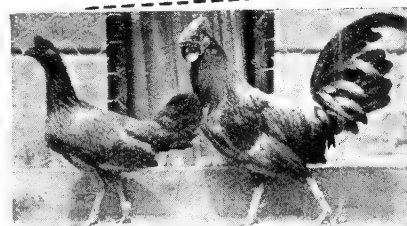
Fig.9

Fig.10

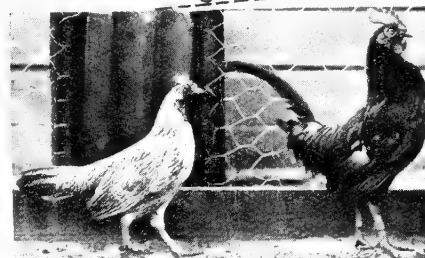
Fig.11



573.1♀ 607.2♂

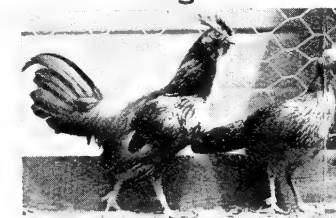


391.1♀ 391.11♂ × (391.6♀)  
+



391.16♀

391.15♂

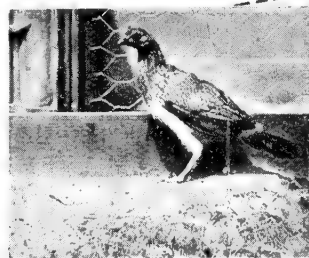


391.18♂ 391.7♀ × (391.10♂)

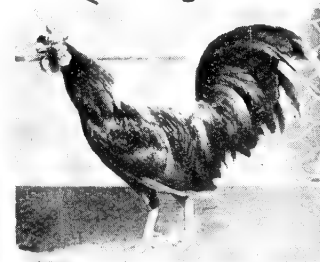
Fig.12

Fig.13

F<sub>4</sub>



580.1♀



578.1♂



## BOEKBESPREKING

CLELAND, RALPH E., 1923. *Chromosome arrangements during meiosis in certain Oenotheras*. The Am. Nat. 57, p. 562—566.

Deze korte aantekening, welke slechts schematisch de uitkomsten van des schrijvers onderzoek van de rijpingsdeeling bij eenige *Oenothera*-soorten weergeeft, is van zoo bijzondere beteekenis, dat ik haar gaarne betrekkelijk uitvoerig bespreek.

Tegen het einde van de prophase van de heterotypische deeling der pollenmoedercellen treden eigenaardige groepeerings der chromosomen op, verschillend voor verschillende soorten, typisch voor elke soort afzonderlijk. Een deel der chromosomen schakelt zich zoodanig aaneen, dat zij een gesloten ring vormen; soms zijn alle chromosomen op deze wijze in één ring (*O. muricata*) of twee ringen (*O. biennis*) vereenigd. Is dit niet het geval zoo vinden wij een deel der chromosomen in een ring, een deel gepaard en wel vinden wij bij *O. franciscana sulfurea* 1 paar en bij *O. oblonga* 3—6 paren op deze wijze vereenigd. Figuur 1, uit CLELAND overgenomen, kan de situatie nader verduidelijken.

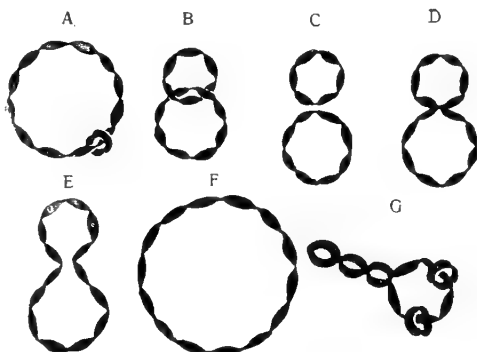


Fig. 1

A. *Oenothera franciscana sulfurea*; B. *O. biennis*, typische vorm; C, D en E. modificaties van B; F. *O. muricata*; G. *O. oblonga*, waarschijnlijk typische rangschikking.

De rangschikking blijft bij *muricata* tot de metaphase onveranderd bestaan. Bij *O. franciscana sulfurea* geraakt gewoonlijk het paar vlak voor de metaphase vrij van de ring. Bij *oblonga* schijnt de typische groepeerings meestal slechts korten tijd te bestaan waarna dan een open keten ontstaat welke 3 tot 9 chromosomen omvat.

In de metaphase van de heterotypische deeling krijgen wij nu van terzijde gezien de rangschikking, weergegeven in fig. 2.

Hierbij is het merkwaardigste de regelmatigheid in de ligging der opeenvolgende chromosomen der ringen en ketens. Met slechts weinig uitzonderingen bevestigen zich de spoeldraden der beide polen aan de chromosomen, zoodanig, dat twee naast elkander gelegen chromosomen naar verschillende polen gaan. Het gevolg hiervan is, dat de ongepaarde

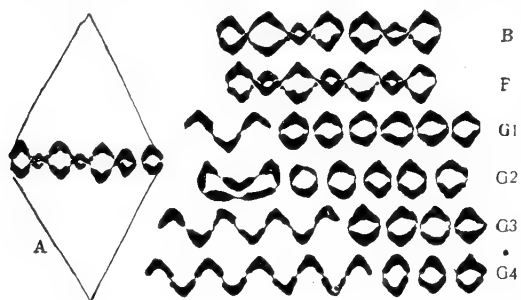


Fig. 2

A, *Oenothera franciscana sulfurea*, met om- acht de schrijver het zeer trek der spoel; B, *O. biennis*; F, *O. muricata*;  $G_1$ — $G_4$ , *O. oblonga*.

chromosomen, wat aantal aangaat, toch regelmatig over de dochter-kernen worden verdeeld.

Hoewel de chromosomen onderling zoozeer aan elkan- der gelijk zijn, dat een regel- matigheid in de rangschik- king niet direct is na te gaan

deelingsproces, dat dit inderdaad wel het geval is en wel dat de homologe chromosomen zoodanig geplaatst zijn in den ring dat zij naast elkander liggen en bovendien dat bij een normale rangschik- king: AA' BB' CC' een rangschikking AA' B'B CC' slechts bij uitzon- dering als onregelmatigheid zou kunnen optreden. In dit geval geven de waargenomen deelingsregelmatigheden een ongedwongen verklaring voor de groote graad van koppeling welke in dit geslacht is aangenomen ter verklaring der duistere phaenotypische verschijnselen door REN- NER e. a. en in nog meerdere mate door LOTSY in diens hypothese der kernchimaerie. Deze zou dan voor *O. muricata* b.v. regel zijn. Ook voor de overige hier weergegeven gevallen zou dan echter de hypothese der kernchimaerie, zij het dan ook slechts voor een grooter of kleiner ge- deelte van den kern, in den grond der zaak juist zijn, ook al is het me- chanisme anders; dan wij ons bij het woord kernchimaerie geneigd zijn voor te stellen.

H. N. KOOIMAN

E. AUBINEAU. *Le syndrome des sclérotiques bleues*. Ann. d'ocul. Mai 19123. 337.

Kort overzicht der bekende feiten en mededeeling van een geval van blauwe sclerae met beenbreuken (osteopsathyrosis) bij een kind en de tante van moeders zijde.

P. J. WAARDENBURG

FRITZ BECKER. *Zwölf Fälle doppelseitiger Degeneration der Macula lutea*. Kl. Mon. f. A. 1921. 66. 700.

Beschrijving van sinds 1910 in de oogkliniek te Jena waargenomen gevallen; waarvan 5 geïsoleerd in verschillende families voorkwamen, 3 in één gezin van 5 kinderen, en tweemaal 2 in andere gezinnen. In 't geheel 6 mannelijke en 6 vrouwelijke personen. Nergens directe here-diteit of belastende momenten. Schr. neemt geërfde kiembeschadiging aan en vindt stoornis interne secretie onwaarschijnlijk. Hij sluit zich aan bij de meening van BEST (reeds door mij in dit tijdschrift gerefereerd). Daar Schr. zelfs na jaren bestaande aandoening geen opticus atrophie gevonden heeft, wil hij geen stoornis van de gangliëncellen-laag aannemen maar een primaire ontaarding van de staafjes en kegels (STARGARDT), zooals STOCK dit bij de juveniele amaurotische idiotie v. SPIELMEYER vond.

P. J. WAARDENBURG

OLAF BLEGRAD en HOLGEN HAXTHAUSEN. *Blaue sclerae und Tendenz zu Knochenbruch mit fleckförmigen Hautatrophie und zonulärem Katarakt*. (Dermat. Univ. klin. Kopenhagen). Hospitalstidende Jg. 64. 39. 609. 1921. Ref. Zentr. blt. f. die ges. ophth. 25 Apr. '22. Bd. 7. Heft 6.

De door de schrijvers gevonden huidafwijking (atrophia maculosa cutis) gaf microscopisch atrophie van het corium met infiltratie van ronde cellen langs de vaten te zien, vooral het elastieke weefsel was atrophisch (zwak aangelegd mesoderm dus). De beenderen waren op de Röntgenfoto kalkarm. In 3 geslachten hadden 10 personen (in de gezinnen 9 zieken tegen 10 gezonden) blauwe sclerae, 8 beenbreuken en 3 hardhoorendheid. Het door de schrijvers onderzochte meisje van 23 jaar had behalve de huidafwijking ook dubbelzijdige cataracta zonularis.

P. J. WAARDENBURG

E. T. BOYD. (Colorado Opht. Soc. rep. in Am. Journ. of Opht. nov. 1920. 821).

vertoont een broer en zuster, leden van een gezin van 13 kinderen, waarvan 5 blauwe sclerae vertoonden. Beide patiënten hadden bovendien 3 of meer malen hun lange pijpbeenderen gebroken.

P. J. WAARDENBURG.

---

CHANGE BURTON. *Symmetric macular degeneration in a brother and sister*. Am. Journ. of Ophth. 3.4. 241. 1920.

Ouders niet verwant. Een tante van moederszijde had een eigenaardige macula aandoening. De ziekte begon bij de kinderen tusschen de 10 en 12 jaar en ontwikkelde zich tot ronde centrale roodgele vlekken, grooter dan de papil, omgeven door pigmentkorreltjes. De kinderen waren het vierde en vijfde uit een gezin van zeven. Beide waren kleurenblind, en ondergevoelig voor blauw en geel. Het gezichtsveld was beperkt.

P. J. WAARDENBURG

---

CROUZON et BEHAGUE: *Contribution à l'histoire d'une famille, atteinte d'ophthalmoplégie congénitale dans trois générations*. (Bull. et mem. de la soc. med. des hop. de Paris. 36.10.372. 1920).

Beschrijving van een familie, waarbij oogspierverlamming in 3 geslachten voorkwam. De eerste lijdere, had normale ouders, een normale zuster en een normalen broer. Zij zelf kreeg onder 5 dochters 2 lijdere en onder 3 zoons een lijder. Een dezer dochters kreeg op haar beurt een meisje, dat aan dezelfde verlamming leed. Alle aange-taste personen hadden hangende bovenoogleden (ptosis), oogtrilling (nystagmus) en zeer beperkte of zelfs geheel afwezige bewegelijkheid der oogen naar boven, beneden en binnen. De graad dezer verschijnselen was wisselend bij de verschillende lijdere en op ieder oog afzonderlijk eveneens en schommelde tusschen de extremen: totale onbewegelijkheid (stammoeder) en uitsluitende beperking of opheffing der binnenwaartsche beweging.

P. J. WAARDENBURG

---

DRUAULT-TOUFESCO. *Notes sur la myopie*. X. Hérédité de la myopie. Ann. d'Ocul. Dec. '22. 865.

In het laatste eener reeks artikelen, waarin eigen en anderer klinische

waarnemingen over de bijziendheid zijn verwerkt, die echter van duidelijke samenhang gespeend zijn en het myopie-vraagstuk allerm minst oplossen, welke pretentie schr. toegeeft niet te hebben wordt ook aandacht gewijd aan de erfelijkheid. Hij geeft een vrij groot aantal van meer en minder volledige stamboompjes, meest over 3, enkele over 5 geslachten. Schr. haalt vele meeningen van anderen aan, eigen opvattingen zijn vaag en wonderlijk. Volgens anderen zou de myopie recessief zijn; volgens schr. zou ieder klinisch waarnemer kunnen opmerken, dat de myopie in de families neiging vertoont tot verdwijnen (*tendance à s'effacer*) ten deele in dien zin, dat minder myopen voorkomen in volgende generaties, ten deele dat de graad der myopie al zwakker en zwakker wordt. „*Cet épuisement s'observe plus nettement chez l'homme que chez la femme.*” Hieruit leidt schr. af dat we te doen hebben met een „*état de réfraction évolutif*”, die bij zijn poging om vasten voet te krijgen voortdurend beheerscht en verzwakt wordt door de ancentrale refractie, de zwakke hypermetropie, die aan dieren en den mensch eigen is. Losse opmerkingen, dat de excessieve of unilaterale bijziendheid, geïsoleerd voorkomt in families evenals het albinisme en dat blonde of roode individuen in families van brunetten vaak myoop of sterk hypermetroop zijn, zelfs blonde rassen; en over het atavistisch optreden van excessief gepigmenteerde individuen zijn m. i. zonder wetenschappelijke beteekenis. Schr. vertelt, dat de studie van de refractie bij dieren nog in embryonalen staat verkeert, dat het nuttig is de pogingen tot ontwikkeling van myopie bij de families met zwakke graden na te gaan, maar weer bezwaarlijk door dat de individuen zich niet voor myoop houden. Studie der erfelijkheid wordt bemoeilijkt doordat pathologische uitwendige omstandigheden bij den mensch herhaaldelijk een niet erfelijke myopie veroorzaken; het oog kan op de invloeden als daar zijn: wonden, kindermeningitis, maculae corneae, kamerbochtafwijkingen, net- en vaatvliesziekten, indexveranderingen in de lens, ontwikkelingsstoringen en fouten alleen met myopie reageeren. Hoewel de Schr. aan deze ziekelijke myopie een afzonderlijke plaats geeft is hij onduidelijk in de verdere klassificatie der myopie-vormen. Hij onderscheidt een „*syndrome myopique*” met „*hérédité apparente*” dat van generatie op generatie overgaat en door inconstantie, polymorphie en variabiliteit gekenmerkt is, van een „*myopie héréditaire et familiale vraie*”. De laatste vorm is niet vatbaarder voor ziekelijke progressie dan de andere refracties. Het hereditaire myopisch syndroom is

in zijn grondoorzaak (infectieziekten, constitutieziekten) te bestrijden. Maar de echte „myopie héréditaire et familiale évolutive peut-être dégénérative” is een phylogenetisch verschijnsel waartegenover wij machteloos staan: alleen hersenen en netvlies van de ermee behepte kinderen moeten bewaakt worden! De myopie wordt nl. een sociaal gevaar (34.6 % v. Schr.'s gevallen). Ze is te vergelijken met de bij apen in vrijheid levende gevonden myopie. Een van de erfelijke vormen bij den mensch is de optische myopie (LANDOLT), gekenmerkt door geringe fundus-veranderingen, dikwijls kleine bulbi, kleine hoornvliezen, scheel zien, congenitale lenstroebelingen, hyperplastische vascularisatie van de macula-streek (entoptisch waar te nemen). Congenitale anomalien komen bij familieleden veel voor; zoowel aan 't oog als algemeen. (Schr. vond ze bij 186 van de 275 door hem waargenomen myopen-families, d.i. bij 67.2 %).

Helaas voert Schr. af en toe woorden in om ontbreken van het begrip te dekken. Zoo wordt als voorbeeld van pleiotropie genoemd de combinatie albinisme, zwak gezicht, myopie (Plate), waaraan Schr. den nystagmus toevoegt. Het is waarschijnlijker dat de nystagmus secundair is en het is in 't geheel niet noodzakelijk, dat aan het albinisme myopie gekoppeld is (Ref.). Het materiaal van den Schr. en de bewerking ervan is niet van dien aard, dat er veel uit kon worden afgeleid. Op de belangrijkste punten: eeneiige tweelingen, latente overdracht en eventueelen invloed van de sexe laat het geheel in den steek. Hier wordt weer eens bewezen, dat het bijzonder ingewikkeld refractieprobleem alleen nader tot zijn oplossing kan worden gebracht, wanneer meer dan de schrijver deed, met kwartierstaten gewerkt wordt, d.w.z. de wederzijdsche ascendenten worden aangegeven, en de hoornvliesbreking ook in aanmerking genomen wordt. Vooral voor een inzicht in eventuele latente overdracht, spontaan optreden of uitsterven is kennis van de laatste een noodzakelijkheid — en het verbaast te meer, dat Schr. dit niet gedaan heeft, waar hij STEIGER citeert, die juist op dit aanbeeld zoo gehamerd heeft. Wat de sexe betreft zijn de opmerkingen, die de Schr. maakt, waardeloos, daar de door den Schr. gekozen groepeerings vaak een toevallig willekeurige is en de statistische weg, die de Schr. poogt te bewandelen op erfelijkheidsgebied geen zeer vruchtbare is.

P. J. WAARDENBURG

---



442.8  
DEEL VI. AFL. 4

JULI—AUG. 1924

# Genetica

Nederlandsch Tijdschrift voor  
Erfelijkheids- en Afstammingsleer

ONDER REDACTIE VAN

DR. J. P. LOTSY

LIBRARY

RECEIVED

NOV 11 1924

U. S. Department of Agriculture



'S-GRAVENHAGE  
MARTINUS NIJHOFF  
1924

## INHOUD

DE REDUCTIEDEELING BIJ EENIGE TRITICUM-SOORTEN, door W. DE MOL. (Met 57 figuren) . . . . .	289
OVER HET ERFELIJKHEIDSMOMENT BIJ DE AANGEBOREN VERPLAATSING VAN DE PUPIL EN VAN DE LENS, door Dr. P. J. WAARDENBURG. . . . .	337
HET NIEUWSTE WERK VAN ARNOLD PICTET OP HET GEBIED DER CAUSALE GENETICA, door Dr. J. A. BIERENS DE HAAN . . . . .	383
DIE ERBLICHKEIT DER TRUNKSUCHT IN DER FAMILIE X, von Prof. Dr. H. M. KROON. (Mit einem Stammbaum) . . . . .	391

---

## BERICHT

Dorénavant „Genetica” publiera les *articles originaux* en Allemand, Anglais, Français ou Hollandais, selon le choix des auteurs.

In future *original articles* for „Genetica” can be written in Dutch, English, French or German according to the preference of the authors.

Künftighin können, nach Wahl der Autoren, *Originalmitteilungen* in „Genetica” Deutsch, Englisch, Französisch oder Holländisch abgefasst werden.

---

## DE REDUCTIEDEELING BIJ EENIGE TRITICUM-SOORTEN

door W. DE MOL

### INLEIDING

Over het aantal chromosomen van *Triticum vulgare* Vill. bestaat in de litteratuur verschil van meening, hetgeen uit het volgende blijkt:

GOLINSKI (1893) (24) vermeldde terloops het aantal chromosomen, door hem kernsegmenten genoemd, welke bij *Triticum vulgare* voorkomen. Hij dacht zich het tijdstip van de reductiedeeling nog vóór de beide deelingen gelegen, welke aanleiding geven tot de vorming van de pollentetrade. Uit het „Archespor” ontwikkelen zich door herhaalde deelingen, de oerpollenmoedercellen. Bij deze deelingen zag hij nooit meer dan 16 chromosomen optreden. Na 5 of 6 van dergelijke deelingen nemen de cellen een afgeronden vorm aan en de celkernen bezitten slechts 8 chromosomen en zoo zijn de eigenlijke pollenmoedercellen ontstaan, die na 2 deelingen de pollentetraden geven. Uitdrukkelijk vermeldt hij verder geen speciale aandacht aan de karyokinese van *Triticum* geschonken te hebben. De 2 afbeeldingen, welke hij geeft, om zijn opgave van 8 chromosomen te staven, zijn weinig overtuigend. Zijn onderzoek heeft dan ook uit cytologisch oogpunt gezien alleen historische waarde.

OVERTON (1893) (38) stelde het aantal chromosomen van *Triticum vulgare* vast, n.l. 8 in de „pollenmoedercellen” en 16 in de oerpollenmoedercellen. Verder knoopt hij daaraan geen beschouwingen vast en geeft geen enkele afbeelding, zoodat ook aan deze publicatie wat betreft het aantal chromosomen geen bewijskracht is toe te kennen.

M. KOERNICKE (1896) (31) onderzocht *Triticum compactum* Host. var. *splendens* Al. In kernen der vegetatieve cellen werd bijna altijd 16 chromosomen gevonden. Doch dit aantal is variabel. Zoo trof hij een-

Genetica VI.

maal in een vegetatieve kern van het anthereweefsel 24 segmenten aan. Hij komt dan tot den volgende uitspraak:

„In dem Kern der Embryosackmutterzelle jedoch finden sich „nur 8 Kernsegmente und auch bei der Ausbildung der Spindel „bemerken wir deutlich diese Reduktion der Chromosomenzahl auf „die Hälfte.

„Auch in den Pollenmutterzellen kann man 8 Chromosomen unterscheiden. Hier ist also ebenfalls eine Reduktion der Zahl um die Hälfte eingetreten. Auch die nächsten Teilungsfiguren weisen 8 Kernsegmente auf.

„Bis zur Ausbildung der einzelnen Pollenkörner habe ich die Zahl der „Chromosomen kontrollieren können und constant 8 gefunden.”

Dat hem het tellen der chromosomen b.v. in de pollenmoedercellen niet altijd even gemakkelijk viel, moge uit zijn volgende beschouwing blijken:

„Die zur Untersuchung der einzelnen Segmente sehr vorteilhaften „dünnen Mikrotomschnitte durchteilten oft die Kernhöhlen und „manchmal auch die einzelnen Chromosomen, welche ausserdem noch „sehr spröde waren, so dass sie beim Eindringen des Mikrotommessers „öfters in kleinere Stücke zerbrachen. Hierdurch war die Ausführung „einer genauen Zählung, welche zu einer sicheren Angabe der Gesammtzahl hätte führen können, schwer zu bewerkstelligen. Erst „durch sorgfältige Untersuchung einer grossen Menge von Kernhöhlen „in den Pollenmutterzellen sehr vieler Präparate liess sich eine sichere „Zahl der Segmente feststellen. Und so kann ich denn mit grosser Gewissheit 8 Chromosomen für den Kern der Pollenmutterzelle von *Triticum* angeben.”

De figuren 56 en 57, welke aan KOERNICKE ontleend zijn, laten resp. een diakinesekern en het metaphase-stadium der dyade zien.

Dit onderzoek van KOERNICKE maakt én door de tekst én door de afbeeldingen een betrouwbaren indruk.

DUDLEY (1908) vond bij *T. vulgare* eveneens haploïd 8 chromosomen.

NAKAO (1911) (35) vond, na de reductiedeeling, 8 chromosomen bij *Triticum vulgare*. In de prae-synaptische phase kon hij duidelijk 16 prochromosomen waarnemen. In de afbeelding van een diakinese zijn, evenals in die van de metaphase van de homotype deeling 8 gemini of chromosomen te tellen. Overigens laten zijn figuren aan duidelijkheid

veel te wenschen over. Dit, gevoegd bij zijn weinig helder betoog en m.i. te dunne doorsneden, maakt voor mij het resultaat van zijn onderzoek zeer twijfelachtig.

ŠPILLMAN (1912) (61) geeft op als diploïd getal voor „wheat” (bedoeld wordt waarschijnlijk *Triticum vulgare*) 40 of meer chromosomen. Hoeveel waarde aan zijn opgave te hechten is moge uit het volgende citaat blijken: „This reference to chromosome numbers was made on „the basis of a statement made to me some years ago by a student, who „had made some studies on the subject.”

BALLY (1912, 1919) (5 en 6) hield zich bezig met het aantal chromosomen van *Triticum dicoccoïdes* en van *T. vulgare*. Bij beiden werd haploïd 8 chromosomen gevonden.

Dat hij in de keuze van zijn figuren in alle opzichten gelukkig geweest is, kan niet gezegd worden. Zoo kan ik in de diakinesekern van *T. vulgare* (Taf. I fig. 7, 1919) even goed 9 als 8 gemini tellen. Bally zegt hiervan zelf:

„Die scheinbaren 9 Gemini von Fig. 7 werden wohl am besten so zu „erklären sein, dass das oberhalb des nucleolus gelegene Gebilde einem „einzigen umgebogenen Geminus entspricht.”

Bevredigen doet deze verklaring niet.

Minder gelukkig gekozen is ook de afbeelding van een anaphase van *T. vulgare* (Taf. I Fig. 15, 1919). In de bovenste groep zijn daarbij 8 chromosomen, in de onderste 6 te tellen. In de tekst wordt daarover geen opheldering verstrekt.

SAKAMURA (1918) (41) teldé het aantal chromosomen van verschillende *Triticum* soorten in worteltoppen en deed eveneens eenige tellingen in pollenmoedercellen. De reden, waarom hij het aantal voornamelijk vaststelde in de vegetatieve cellen, is gelegen in het feit, dat hij zeer slechte fixatie van de pollenmoedercellen verkreeg. De chromosomen waren n.l. zoowel in de metaphasen van de heterotype deeling, als in die van de homotype samengebald. Daarom geeft hij er de voorkeur aan voor het onderzoek vegetatieve cellen te gebruiken, hoewel hij toegeeft, dat daaraan ook zekere bezwaren verbonden zijn.

Hij onderzocht van *T. vulgare* de volgende rassen: *Martins Amber*, *Sapporo Weizen*, *Shirokawashiro*, *Red Geneological* en *Weisser Kolben Weizen*. Verder eenige rassen, welke hij niet nader noemt van *T. compactum*, *T. Spelta*, *T. turgidum*, *T. durum*, *T. polonicum*, *T. dicoccum* en *T. monococcum*. Zijn resultaten zijn de volgende:

	haploïd	diploïd
<i>T. vulgare</i> . . . . .	21	42
<i>T. compactum</i> . . . . .		42
<i>T. Spelta</i> . . . . .		42
<i>T. turgidum</i> . . . . .		28
<i>T. durum</i> . . . . .		28
<i>T. polonicum</i> . . . . .		28
<i>T. dicoccum</i> . . . . .		28
<i>T. monococcum</i> . . . . .		14

Dat dit aantal 21 (42) chromosomen geldt voor alle rassen van *T. vulgare*, wil hij nog niet beweren. Toch komt dit aantal zeer veel voor en lijkt het hem niet onmogelijk, dat het getal 8 (16) onjuist is. „Dies „ist umso wahrscheinlicher, als die bisherigen Zählungen meistens in „den unbequemen heterotypischen Kernplatten ausgeführt wurden, „und die Chromosomenzahlen von *Eutriticum* Vielfachen von 7 „sind.”

Geen enkele afbeelding is aan de tekst toegevoegd.

SAX (1918) (42) vond 28 chromosomen bij de eerste deeling van de bevruchte eicel van *T. durum* (*var. hordeiforme* en *var. Kubanka*).

In 1921 en 1922 (43 en 44) volgt dan zijn onderzoek bij de volgende *Triticum* soorten:

SPECIES	VARIËTEIT
<i>Triticum monococcum</i> L.	<i>Hornemanni</i> Körn.
<i>T. durum</i> Desf.	<i>hordeiforme</i> Körn.
( <i>T. aestivum</i> L. subsp. <i>durum</i> (Desf.) Thell.)	( <i>Kubanka</i> )
<i>T. polonicum</i> L.	<i>villosum</i> Körn.
<i>T. turgidum</i> L.	<i>pseudo-cervinum</i> Körn.
( <i>T. aestivum</i> L. subsp. <i>vulgare</i> (Vill.) Thell. <i>var. turgidum</i> (L.) Druce)	( <i>Alaska</i> )
<i>T. vulgare</i> Vill.	<i>lutescens</i> Körn.
	( <i>Marquis</i> )
( <i>T. sativum</i> Lam. <i>T. aestivum</i> L. subsp. <i>vulgare</i> (Vill.) Thell).	{ <i>erythrospermum</i> Körn.
	{ ( <i>Preston</i> )
	{ <i>albidum</i> Körn.
	{ ( <i>Amby</i> )
	{ ( <i>Bluestem</i> )

*T. compactum* Host. *Humboldtii* (Körn.  
*(T. aestivum* L. subsp. *vulgare* (Wash. hybrid 143)  
*(Vill.) Thell. var. compactum*  
*(Host.) Sacc.)*

*T. Spelta* L.  
*(T. aestivum* L. subsp. *vulgare*  
*(Vill.) Thell. var. Spelta* (L.) Sacc.)

Hij vond de volgende chromosoomgetallen:

<i>T. monococcum</i>	7 haploïd.
<i>T. dicoccum</i>	14 haploïd.
<i>T. durum</i>	
<i>T. turgidum</i>	
<i>T. polonicum</i>	
<i>T. vulgare</i>	
<i>T. compactum</i>	21 haploïd.
<i>T. Spelta</i>	

Van *T. dicoccum* en *T. turgidum* heeft hij het aantal niet bepaald in de pollenmoedercellen, doch bij benadering in de somatische cellen. Hij geeft zeer duidelijke afbeeldingen van heterotype kernplaten der door hem onderzochte soorten.

PERCIVAL (1921) (39)

„In the few cases in which I have been able to obtain reliable counts „the haploïdnumber is 8 in *Triticum monococcum* and 16 the diploïdnumber in some forms of *T. vulgare*. Larger numbers, not possible to „count with certainty I have observed in somatic cells of other forms „of *T. vulgare*.”

KIHARA (1919, 1921) (27 en 28), die soortsbastaarden van *Triticum* cytologisch onderzocht, steunde zich daarbij geheel op het onderzoek van SAKAMURA en nam de aantallen chromosomen, zooals S. die gevonden had, over. Hij bepaalde zich echter niet voornamelijk tot de vegetatieve cellen, maar betrok ook de pollenmoedercellen in het onderzoek. Voor ons onderwerp is deze publicatie in zooverre van belang, dat KIHARA bij zijn bastaardonderzoek geen verschijnselen vond in tegenspraak met de chromosomenaantallen door SAKAMURA gevonden.

NICOLAEWA (1922) (37) verrichtte tellingen in worteltoppen van de verschillende *Triticum* soorten en kwam daarbij tot de volgende resultaten:

<i>T. monococcum</i> . . . . .	14
<i>T. durum</i> . . . . .	28
<i>T. turgidum</i> . . . . .	28
<i>T. polonicum</i> . . . . .	28
<i>T. dicoccum</i> . . . . .	28
<i>T. vulgare</i> . . . . .	42—44
<i>T. Spelta</i> ' . . . . .	44
<i>T. compactum</i> . . . . .	50

Het onderzoek op dit gebied overziende komt men dan tot de vraag: bestaan er van de ontelbare rassen van *T. vulgare* wellicht zulke met 8 en andere met 21 chromosomen haploïd? De beantwoording van deze vraag was hoofddoel van mijn onderzoek. Bovendien werd nog eens nauwkeurig het aantal chromosomen bij eenige andere *Triticum* soorten vastgesteld.

---



## EERSTE HOOFDSTUK

### DE REDUCTIEDEELING

§ 1. *Het materiaal.* Het materiaal voor het onderzoek werd in hoofdzaak verkregen van het „Instituut voor veredeling van Landbouwgewassen te Wageningen”, waar zeer vele „tarwerassen” zuiver worden voortgekweekt. Den toenmaligen directeur Prof. H. K. H. A. MAYER—GMELIN ben ik dank verschuldigd voor de wijze, waarop hij mij bij het verkrijgen van het materiaal behulpzaam was.

De Heer K. SAX te Orono stond mij welwillend eenige van de door hem onderzochte rassen af. Waar zijn resultaten met die van mijn onderzoek overeenkomen, heb ik deze Amerikaansche rassen niet nader onderzocht.

Prof. Dr. TINE TAMMES stelde mij in den nazomer 1923 in de gelegenheid materiaal van *T. dicoccoides* Kcke, te Groningen te fixeeren, waarvoor ik hier mijn dank uitspreek.

De volgende „variëteiten” werden onderzocht:

1. *T. monococcum* L. var. *flavescens* Kcke.
2. *T. dicoccum* Schrk. var. *rufum* Kcke.
3. *T. turgidum* L. var. *megalopolitanum* Kcke.
4. *T. durum* Desf. var. *leucurum* Al.
5. *T. polonicum* L. var. *levissimum* Hall.
6. *T. vulgare* Vill. var. *lutescens* Al.
7. „ „ „ „ *ferrugineum* Al.
8. „ „ „ „ *erythrospermum* Kcke. Slowaaksche landtarwe.
9. „ „ „ „ *milturum* Al.
10. „ „ „ „ *alborubrum* Kcke. Geldersche risweittarwe.
11. „ „ „ „ *albidum* Al. Wilhelmina.
12. „ „ „ „ „ „ *Imperiaal* IIa.
13. „ „ „ „ „ „ *Millioen* II.

14. *T. compactum* Host var. *splendens* Al.
15. „ „ „ „ *creticum* Mazz.
16. *T. Spelta* L. var. *Duhamelianum* Mazz.
17. *T. dicoccoides* Kcke. var. *Aaronsohniï* Percival.

*T. compactum splendens* (No. 14) was in 1920 uit Bonn betrokken door het Instituut voor veredeling van Landbouwgewassen. Dit is dezelfde „variëteit”, welke M. KÖRNICKE onderzocht en waarbij hij 8 chromosomen haploïd gevonden heeft. Deze variëteit komt geheel overeen met de beschrijving en afbeelding, welke FR. KÖRNICKE (29) geeft.

BALLY vermeldt niet de variëteit, welke hij onderzocht, zoodat deze ook niet in het onderzoek opgenomen kon worden.

§2. *Bouw van de tarweaar*. De bloeiwijze van de tarwe is een samengestelde aar (spica composita). De algemeene aarspil bestaat uit een aantal korte internodiën waarop de aartjes (spicula) zijn ingeplant. Ieder aartje is opgebouwd uit de beide kelkkafjes (glumae) en één of meer bloemen. De bloemen zijn afwisselend geplaatst op de spil van het aartje. De bloem bestaat uit de beide kroonkafjes (paleae), de beide schubjes (lodicae), 3 meeldraden en 1 stamper.

§3. *Het tijdstip der fixatie*. Teneinde het stadium van ontwikkeling te bepalen, waarin de fixatie moest plaatsvinden, werden aren van verschillende ouderdom op het voorkomen van deelingen in de pollenmoedercellen onderzocht. Daarbij werden twee kleuringen toegepast:

1°. Methylgroen-azijnzuur.

2°. Carmijn-azijnzuur volgens BELLING (7).

Van deze twee gaf de methode BELLING de beste resultaten. Ook voor tellingen in de metaphase der heterotype deeling is deze methode, althans wat betreft de *Triticum*-soorten, uitnemend geschikt. Figuur 55 geeft een afbeelding van een heterotype kernplaat van *T. durum* volgens de methode BELLING gefixeerd en gekleurd. De tijd ontbrak mij om aan deze methode voldoende aandacht te besteden, maar de voorloopige resultaten ermede bereikt, zijn zeer bevredigend. Het bleek, dat de fixatie reeds moest plaatsvinden, wanneer de aren nog door de beschuttende bladscheeden geheel omsloten zijn. Het was mij niet mogelijk uitwendig aan een halm te zien of de aar zich al dan niet in het gewenschte ontwikkelingsstadium bevond. In de meeste gevallen zijn de juiste stadia in de pollenmoedercellen aanwezig wanneer het bovenste halmlid zich sterk begint te strekken.

§4. *De fixatie en verdere behandeling der objecten*. De omhullende blad-

scheeden van de aar werden verwijderd. Vervolgens werd ieder aartje afzonderlijk van de beide kelkkafjes (glumae) en de toppen van de kroonkafjes (paleae) ontdaan en daarna in de fixatievloeistof gebracht. Van de grootere aartjes werden de afzonderlijke bloemen gefixeerd. Een en ander kan na eenige oefening voldoende snel geschieden om de kans van uitdroging te voorkomen.

In den zomer 1922 werd een gedeelte van het materiaal gefixeerd in sterke Flemming; een ander gedeelte in alcohol-ijsazijn (3 : 1). De fixatie bleek onvoldoende te zijn. Een eerste vereischte was dus het vinden van een goed fixatiemiddel. Daar het gewenscht was dit te kennen, vóórdat met de fixatie in 1923 begonnen moest worden, werden eenige rassen van *T. vulgare* in een warme kas gebracht, zoodat ze ca. 1 maand eerder in bloei kwamen, dan het te velde staande gewas. Een 12-tal verschillende fixatiemiddelen werden beproefd. De recepten waren ontleend aan SIEBEN (59) en CHAMBERLAIN (15). Van deze gaf de beste resultaten een gewijzigde BOUIN-oplossing, die het eerst door SAX (1922) gebruikt werd voor de fixatie van de pollenmoedercellen van eenige *Triticum*-soorten. Het recept is te vinden in een publicatie van ALLEN (1916) (3). De samenstelling en het gebruik van deze fixatievloeistof is a.v.

Verzadigde picrinezuuroplossing . . . . .	75	c.c.
Formaline . . . . .	25	c.c.
IJsazijn . . . . .	5	c.c.
Chroomzuurkristallen . . . . .	1,5	gr.
Ureum kristallen . . . . .	2	gr.

De kristallen werden pas toegevoegd op het tijdstip der fixatie n.l. eerst het chroomzuur en daarna het ureum. In een warmwaterbad werd het fixatiemiddel op een temperatuur van 35—40° C. gebracht. Telkens werd een klein gedeelte van het materiaal in de vloeistof gebracht en daarna oogenblikkelijk de waterstraalluchtpomp aangezet. Gedurende het afzuigen van de lucht werd het fixatiebuisje flink geschud. Dit veelvuldig gebruik van de waterstraalluchtpomp en het schudden was noodzakelijk, daar anders de objecten op het fixatiemiddel blijven drijven, wat nu grootendeels voorkomen werd. Het materiaal dat na deze behandeling event. nog op de vloeistof dreef, werd verwijderd. Ook na het brengen van de objecten in de fixatievloeistof, werd de temperatuur nog een half uur op 35—40° C. gehouden, waarna men tot kamertemperatuur liet afkoelen. Na 24 uur werd het materiaal verder

behandeld. Eenige minuten (vooral niet langer!) werd gespoeld met leidingwater, daarna gebracht in 15 % alcohol, vervolgens in 30 %, 50 %, en 70 %. Steeds werd er voor zorg gedragen, dat het percentage 70 % binnen een uur na het spoelen bereikt werd. Aan de 70 % alcohol werden eenige druppels verzadigde Lithiumcarbonaat-oplossing toegevoegd, die het uitwasschen van het picrinezuur bevorderden. Zoowel in 70 % als in 85 % alcohol bleven de objecten twee uur. Daarna 24 uur in 96 % alcohol en 24 uur in absoluten alcohol. Verder werden de objecten op de gebruikelijke wijze via alcohol-xylol en xylol in paraffine gesloten.

De objecten werden gesneden op een dikte van 16—18  $\mu$ . De kleuring geschiedde met Heidenhains-haematoxyline. De teekeningen werden vervaardigd met den teekenspiegel en vervolgens gecorrigeerd naar het microscopische beeld. De Heer C. J. VAN DE PEPPEL stond mij bij het persklaar maken der teekeningen ter zijde.

§ 5. *Het algemeen verloop van de reductiedeeling in de pollenmoeder-cellen.* In de jonge antheren sluiten de pollenmoederzellen aaneen (fig. 54); in de oudere antheren liggen zij ringvormig aaneengesloten tegen het tapetum aan. De overgang van het ruststadium der pollenmoederzelle naar de eerste deulingsstadia wordt ingeleid door een samenballing van het chromatinemateriaal in de kernholte (fig. 1). Uit deze samenballing ontwikkelen zich de leptonema-draden. Het leptonemastadium vertoont een zeer ingewikkeld beeld. Het was niet doenlijk dit in een tekening voldoende duidelijk weer te geven. Hierop volgt de typische synapsis (fig. 50), bij de *Triticum*-soorten het tweede samenballingsstadium van de reductiedeeling. Aanvankelijk steken uit het synapsiskluwen nog enkelvoudige draden. Het kluwen begint zich dan los te wikkelen en nu werden in eenige gunstige gevallen dubbele draden waargenomen (fig. 4). Lang niet in alle gevallen was over het dubbele of enkele karakter der draden een beslissing te nemen. Of wellicht in sommige gevallen reeds vóór de grootste contractie van de synapsis de draden dubbel waren, was niet uit te maken. Hetzelfde geldt voor de nu volgende stadia, de zygonema-stadia. Vooral de vroege stadia hiervan kunnen allicht met het leptonema verward worden. Later wordt het dubbele karakter duidelijker. Het chromatine doet zich in verreweg de meeste gevallen voor als twee spiraalvormig om elkaar gewonden chromatinedraden. Slechts in die gevallen, waarin een paar lussen hadden los-

gelaten, was over het dubbele karakter een beslissing te nemen. Het zygonema wordt door een derde contractie gevolgd (de „second contraction”) (fig. 2) gepaard gaande met een segmentatie en sterke inkorting en dikker worden der chromatinedraden <sup>1)</sup>. Het dubbele karakter en spiraalvormig om elkaar heengeslingerd zijn der beide partners van de afzonderlijke segmenten was in vele gevallen zeer duidelijk waar te nemen. De segmenten, gemini, maken zich uit het kluwen los en de kern gaat over in de strepsinema-stadia (fig. 5). Weldra oriënteren zich de gemini naar den kernomtrek, de inkorting gaat steeds verder (Fig. 6) en tenslotte zijn ze in de diakinese gelijkmatig over den kernwand verdeeld en kort en ineengedrongen geworden (fig. 3). De beide partners van de afzonderlijke gemini maken zich gedurende dezen overgang naar de diakinese uit de omslingering los en zoo zien wij ze in de typische diakinese niet zelden O-vormig ten opzichte van elkaar georiënteerd. Het nu volgende stadium is het vierde samenballingsstadium, waarin de gemini met den nucleolus tot een dikwijls vormlooze massa in de kernholte zijn samengebald. (fig. 22). Overgangsstadia van de diakinese naar deze vierde samenballing werden niet waargenomen, zoodat deze overgang snel schijnt plaats te vinden. Het tijdstip van het verdwijnen van den nucleolus is niet overal hetzelfde. In enkele gevallen ziet men reeds in het strepsinema-stadium, dat het adsorptievermogen van den nucleolus voor de kleurstof gering geworden is. De nucleolus heeft dan een lichtgrijze tint. Deze verminderde kleurbaarheid schijnt de inleiding te zijn tot een algeheel verdwijnen. Hoe deze verdwijning tot stand komt was niet uit te maken. Het laatste stadium, waarin nog in enkele gevallen een nucleolus te constateeren viel, was de samenballing na de diakinese. Gedurende deze vierde samenballing is het kernvolume kleiner geworden. De kernwand heeft een onregelmatigen omtrek, begint plaatselijk te verdwijnen en weldra ligt het chromosomenklompje in het protoplasma. Spoedig worden duidelijke spoeldraden waargenomen. De spoelfiguur is eerst multipolair (fig. 7), wordt later bipolair. In den bipolairen spoel maken de gemini zich uit de samenballing los en verdeelen zich aanvankelijk willekeurig door de geheele spoelfiguur (fig. 8). Pas daarna begint een oriëntering naar het aequatoriale vlak, waarmede de metaphase-stadia een aanvang nemen. Aanvankelijk liggen nog niet alle gemini in één vlak

---

<sup>1)</sup> Een typisch pachynema werd niet waargenomen.

(fig. 14 en 15). Enkele blijven nog achter, maar voegen zich ten slotte in het verband der andere. In deze vroege metaphase-stadia kunnen vaak uitstekend tellingen verricht worden. In het stadium van de kernplaat (fig. 31, 32 en 48), dat zeer kort schijnt te duren, liggen de gemini regelmatig ten opzichte van elkaar. Alleen in dit typische kernplaatstadium werd een oriëntering gevonden zooals GRAHAM CANNON (25) dit aangeeft (Zie fig. 31, waarbij 6 chromosomen aan den omtrek en 1 in het midden; eveneens fig. 48). Zonder uitzondering is deze rangschikking overigens niet, maar er bleek in vele gevallen een strekking in deze richting te gaan (Zie b.v. fig. 32, waarbij 9 chromosomen aan den omtrek en 5 in het midden gevonden worden; in plaats van 10 aan den omtrek en 4 in het midden zooals volgens GRAHAM CANNON te verwachten was). Het uiteengaan der afzonderlijke chromosomen, dus een vroeg anaphase-stadium, geeft fig. 24. Het normale is, dat de chromosomen eerst aan het eene einde loslaten. De vrije uiteinden der chromosomen zijn daarbij sterk ingekort, terwijl de nog verbonden einden zeer lang gerekt zijn. Dit pleit wel zeer voor een uit elkaar getrokken worden der chromosomen. Bovendien is in vele gevallen de aanhechtingsplaats der trekdraden zeer duidelijk waar te nemen. Zoodra de verbinding van de beide nog verbonden uiteinden loslaat, korten deze stukken zich snel in en op lengtedoorsnede krijgt men veelal de typische U-vorm (fig. 9). In doorsneden rechthoekig op de spoelfiguur zijn tellingen in de anaphase zeer gemakkelijk uit te voeren, dikwijls gemakkelijker nog, dan in de metaphase der heterotype deeling (fig. 33 en 37). Ook de late anaphase-stadia leenen zich uitstekend voor tellingen (fig. 11). In de telophase begint de alveolisatie (fig. 25 en 12). Aanvankelijk zijn de chromosomen nog als zoodanig te herkennen. Deze telophase gaat over in de interkinese (fig. 10), waarin het chromatine van de kern gelijkmatig aan den kernwand verdeeld is. Men krijgt in bepaalde gevallen sterk den indruk, dat het chromatinemateriaal nog in chromosoomverband ligt. Nucleoli treden bij de tarwe zeer vaak in het interkinese stadium op. Komt de interkinese dus, wat zijn oriëntering van het chromatine betreft met de diakinese overeen, ook het volgende stadium is gelijk aan dat van de diakinese n.l. een samenballing (fig. 26). Het verdwijnen van den kernwand gebeurt als bij de diakinese beschreven. Een multipolaire spoel werd bij de homotype deeling nooit waargenomen. In de bipolaire spoel gaat het chromatine uit elkaar en verdeelt zich over de spoelfiguur. (fig. 27). In de meeste gevallen kan

men dan nog niet van chromosomen spreken, daar het verdeelde chromatine materiaal nog samenhangt en grillige figuren biedt. Pas in het metaphasestadium der homotype deeling ziet men duidelijke chromosomen (fig. 28), die vele malen langer dan breed zijn, waardoor ze meer aan chromosomen der vegetatieve kernen herinneren. Het langgerekte karakter der homotype chromosomen was niet altijd even duidelijk. In sommige gevallen kon een lus in de homotype chromosomen geconstateerd worden. In het midden van de homotype kernplaat worden vaak plompe chromosomen aangetroffen. Deze verschillen echter hierin van de heterotype „chromosomen”, doordat ze zeer onregelmatig van vorm zijn. Tellingen zijn in het kernplaatstadium van de homotype deeling bij benadering, niet met zekerheid, uit te voeren. De anaphase en telophase der homotype deeling alsmede de tetradenvorming vertoonen het normale beeld (fig. 29. en 30). In de tetraden (fig. 21) en jonge pollenkorrels (Fig. 17 en 19) was steeds een straalsgewijze rangschikking van het protoplasma rondom de kern vast te stellen.

§ 6. *Het algemeen verloop van de reductiedeeling in de embryozakmoedercel.* Het aantal embryozakmoedercellen, dat onderzocht werd, is gering in vergelijking met dat van de pollenmoedercellen. In hoofdtrekken komt echter het verloop van de reductiedeeling met dat van de pollenmoedercellen overeen (Zie fig. 49, 18, 20, 51 en 53).

7. *Het aantal chromosomen.* De volgende aantallen chromosomen werden geconstateerd <sup>1)</sup>:

	haploïd aantal	aantal tellingen
1. <i>T. monococcum</i> L. var. <i>flavescens</i> Kcke.	7	77 (fig. 31)
2. <i>T. dicoccum</i> Schr. var. <i>rufum</i> Kcke.	14	220 (fig. 32 en 33)
3. <i>T. turgidum</i> L. var. <i>megalopolitanum</i> Kcke.	14	86 (fig. 42)
4. <i>T. durum</i> Desf. var. <i>leucurum</i> Al.	14	102 (fig. 35)
5. <i>T. polonicum</i> L. var. <i>levissimum</i> Hall.	14	36 (fig. 36 en 37)
6. <i>T. vulgare</i> Vill. var. <i>lutescens</i> Al.	21	22 (fig. 34)
7. „ „ „ „ <i>ferrugineum</i> Al.	21	18
8. „ „ „ „ <i>erythrospermum</i> Kcke.	21	20
9. „ „ „ „ <i>milturum</i> Al.	21	25

<sup>1)</sup> Hieronder zijn alleen die tellingen begrepen, welke met volkomen zekerheid waren uit te voeren.

10. „ „ „ „ <i>alborubrum</i> Kcke. <i>Geldersche risweittarwe.</i>	21	44 (fig. 13)
11. <i>T. vulgare</i> Vill. var. <i>albidum</i> Al. <i>Wilhelmina.</i>	21	51 (fig. 38 en 43)
12. <i>T. vulgare</i> Vill. var. <i>albidum</i> Al. <i>Imperiaal IIa.</i>	21	74 (fig. 14 en 45)
13. <i>T. vulgare</i> Vill. var. <i>albidum</i> Al. <i>Mil-lioen II.</i>	21	28 (fig. 44)
14. <i>T. compactum</i> Host var. <i>splendens</i> Al.	21	77 (fig. 41 en 46)
15. „ „ „ „ <i>creticum</i> Mazz.	21	54 (fig. 15 en 16)
16. <i>T. Spelta</i> L. var. <i>Duhamelianum</i> Mazz	21	54 (fig. 40 en 47)
17. <i>T. dicoccoïdes</i> Kcke. var. <i>Aaronsohnii</i> <i>Percival.</i>	7	197 (fig. 39 en 48)

8. *Eenige afwijkingen van de normale reductiedeeling.* Bij *T. dicoccum* werd geen duidelijke multipolaire spoel waargenomen. Bij *T. durum* was de homotype phragmoplast in vele gevallen sterk gereduceerd. Zelfs werden in eenige gevallen in het geheel geen spoeldraden geconstateerd. Hetzelfde geldt, hoewel in veel mindere mate, voor de heterotype spoelfiguur. De vorm der chromosomen bij de homotype deeling van *T. durum* was afwijkend, n.l. kort en ineengedrongen, veel gelijkende op dien van de gemini der heterotype deeling. Het uiteenwijken der chromosoomhelften, in de anaphase der heterotype deeling van *T. durum*, geschiedde zeer onregelmatig.

De heterotype „chromosomen” van *T. polonicum* hebben een veel onregelmatiger vorm dan dit bij de overige soorten het geval was. Tevens werd bij *T. polonicum* een embryozakmoedercel waargenomen, waarbij de beide homotype deelingen rechthoekig op elkaar stonden (fig. 52). In enkele gevallen werden reuzenpollenmoedercellen geconstateerd. Deze bevonden zich allen in hetzelfde deelingsstadium, n.l. de overgang van het strepsinema naar de diakinese. De diameter van deze reuzencellen was 3 à 4 maal die van de gewone pollenmoedercellen.

In hoeverre deze abnormale verschijnselen toevallig zijn, dan wel in zekere regelmaat optreden, zal door een nader onderzoek nog dienen te blijken.



## TWEEDE HOOFDSTUK

### BESPREKING VAN DE LITTERATUUR IN VERBAND MET DE VERKREGEN RESULTATEN

De onderzoekers, welke zich met de karyologie van de *Triticum*-soorten hebben bezig gehouden, geven over het algemeen weinig cytologische bijzonderheden.

GOLINSKI (24) vormde zich, zooals reeds vroeger werd opgemerkt, een verkeerd denkbeeld over het tijdstip, waarop de reductie van het aantal chromosomen plaats vindt.

Een uitgebreide beschrijving van het verloop van de reductiedeeling in de pollenmoedercellen, zoowel als in de embryozakmoedercellen, geeft M. KÖRNICKE (31). Zijn meening, dat de pollenmoedercellen tot en met de tetraden steeds aan een zijde met het tapetum verbonden zijn, kan ik niet geheel onderschrijven. Speciaal op de halve hoogte van de theca vindt men vaak pollenmoedercellen, die niet met het tapetum verbonden zijn. Nadat de chromosomen der heterotype deeling gevormd zijn, zag hij geen nucleoli meer in de cellen optreden. In de pollenkorrels komen deze pas weder te voorschijn. Zelf heb ik echter zoowel in de interkinese als in de pollentetraden nucleoli waargenomen. De waarneming van KÖRNICKE, dat gedurende het geheele deelingsproces de pollenmoedercellen op dwarsdoorsneden in een gesloten ring in de theca liggen, kan ik geheel bevestigen. Duidelijk telbare homotype kernplaten, waarvan KÖRNICKE een afbeelding (zie figuur 57) geeft, heb ik nooit waargenomen (afgezien nog van het verschil in chromosomenaantal).

NAKAO (35) beschrijft een stadium onmiddellijk voorafgaande aan het ruststadium van de kern der pollenmoedercel. In dit stadium zou de nucleus geen bepaalde structuur bezitten, doch zich alleen wat donkerder kleuren, dan het omgevende plasma. Daarbij zou één groote nucleolus optreden. Door bestudeering van deze vroege stadia in mijn

eigen preparaten, ben ik tot de overtuiging gekomen, dat NAKAO hier wel degelijk rustkernen of wel kernen met beginnende eerste contractie heeft waargenomen. In dit stadium n.l. pleegt de kern zeer energiek de kleurstof vast te houden. Speciaal te oude haematoxyline geeft kleuringen van deze kernen, die zeer moeilijk te differentieeren zijn. Een juiste aanwending van de kleurstof geeft echter wel degelijk een structuur te zien. Prochromosomen zooals NAKAO deze heeft waargenomen, heb ik nooit gevonden.

Verder zegt hij o. a.:

„In all my materials the homoötypic division occurs as usual, in „which also the number of chromosomes is easily counted, especially „in wheat and rye, whose rich chromatin hindered the observation in „the first division”.

Dat ik deze uitspraak in het geheel niet onderschrijf, blijkt uit het eerste hoofdstuk voldoende.

Onbegrijpelijk blijft, dat verschillende onderzoekers 8 chromosomen haploïd bij *T. vulgare* gevonden hebben. Dat dit een gevolg zou zijn van de onvoldoende fixatie, zooals SAX (44) dit veronderstelt, acht ik onwaarschijnlijk. In slecht gefixeerde preparaten mag dan al het juiste aantal chromosomen niet te tellen zijn, zeker is het dat men dan toch in ieder geval wel constateeren kan, dat er meer dan 8 gemini aanwezig zijn. Het getal 8 haploïd bij *T. vulgare* moet dan ook als onjuist verworpen worden.

Sax geeft op als haploïd getal voor *T. dicoccoïdes* 14. Zelf heb ik bij *T. dicoccoïdes* Kcke var. *Aaronsohnii* Percival 7 haploïd gevonden.

De groote verdienste, voor de eerste maal het juiste aantal chromosomen bij *T. vulgare* (evenals bij de overige *Triticum*-soorten) te hebben vastgesteld, komt SAKAMURA toe.

SAX is de eerste geweest, die in de pollenmoedercellen van de verschillende *Triticum*-soorten (uitgezonderd *T. dicoccum* en *T. turgidum*) de juiste aantallen telde.

---

## DERDE HOOFDSTUK

### VERWANTSCHAP EN VERMOEDELIJKE AFSTAMMING DER TRITICUM-SOORTEN

§ 1. *Verwantschap*. Oudere onderzoekers, zooals M. H. VILMORIN (70), BEYERINCK (8 en 9) en FR. KÖRNICKE (29), waren ervan overtuigd, dat *T. monococcum* L. een afzonderlijke plaats innam. Waar zij op grond van soortskruisingen, dus langs experimenteelen weg, tot deze meening waren gekomen, moet aan hun opvattingen grootere waarde worden toegekend, dan aan de meening van de talrijke systematici, welke volgens morphologische kenmerken, de *Triticum*-soorten hebben ingedeeld. VILMORIN beschouwde *T. durum* en *T. polonicum* als twee zeer na verwante soorten, evenals *T. amyleum* Sér (*T. dicoccum* Schrank) en *T. Spelta* L. Alle tarwesoorten, uitgezonderd *T. monococcum* behoorden, volgens hem, tot één en dezelfde „espèce”.

„Je suis donc plus que jamais disposé à regarder comme juste l'opinion qui consiste à ne voir que des formes diverses d'une même espèce dans toutes les races de froments cultivés à l'exception des „engrains”.

Toch onderscheidde hij binnen deze eene „espèce” nog twee groepen, waarvan de eerste *T. durum* en *T. turgidum* bevatte en de tweede *T. vulgare* en *T. Spelta*.

FR. KÖRNICKE onderscheidde 3 „Arten” n.l.

1. *Triticum vulgare* Vill.
2. *Triticum polonicum* L.
3. *Triticum monococcum* L.

waarvan hij de eerste twee samenvatte en de derde afzonderlijk stelde.

*T. vulgare* Vill. (in ruimeren zin) werd door hem a. v. onderverdeeld:

A. Aarspil taai. Korrels los door het kaf omsloten (Nacktwoizen).

1. *T. vulgare* Vill (in engeren zin).

2. *T. compactum* Host.

3. *T. turgidum* L.

4. *T. durum* Desf.

B. Aarspil bros. Korrels vast door het kaf omsloten. (Spelzweizen).

5. *T. Spelta* L.

6. *T. dicoccum* Schrk.

Dat hij aan de onder A. en B. genoemde kenmerken geen groote waarde toekende, moge uit het volgende blijken:

„Die Zähigkeit und Unzerbrechlichkeit der Spindel und die beim „Drusch eingeschlossene Körner bilden keineswegs scharfe Grenzen.”

Zoo was dus reeds ca. 1885 waarschijnlijk geworden:

1°-dat *T. monococcum* een afzonderlijke plaats innam.

2°-dat het kenmerk: aarspil al of niet taai; korrels al of niet los door het kaf omsloten, niet die belangrijke plaats innam, als verschillende systematici wel meenden.

Wat wij in deze opvattingen nog missen, is de scherpe onderscheiding in drie groepen, welke het nieuwere onderzoek eerst duidelijk aan het licht heeft gebracht. Langs verschillende wegen is men tot in hoofdzaak gelijk resultaat gekomen:

#### A. CHROMOSOMENAANTAL.

Op grond van het aantal chromosomen vallen de verbouwde *Triticum*-soorten in drie groepen uiteen.

I. MONOCOCCUMGROEP met haploïd 7 chromosomen (Einkornreihe).

a. *T. monococcum* L.

II. DICOCCUMGROEP met haploïd 14 chromosomen (Emmerreihe).

b. *T. dicoccum* Schrk.

c. *T. turgidum* L.

d. *T. durum* Desf.

e. *T. polonicum* L.

III. SPELTAGROEP met haploïd 21 chromosomen (Dinkelreihe).

f. *T. Spelta* L.

g. *T. vulgare* Vill.

h. *T. compactum* Host.

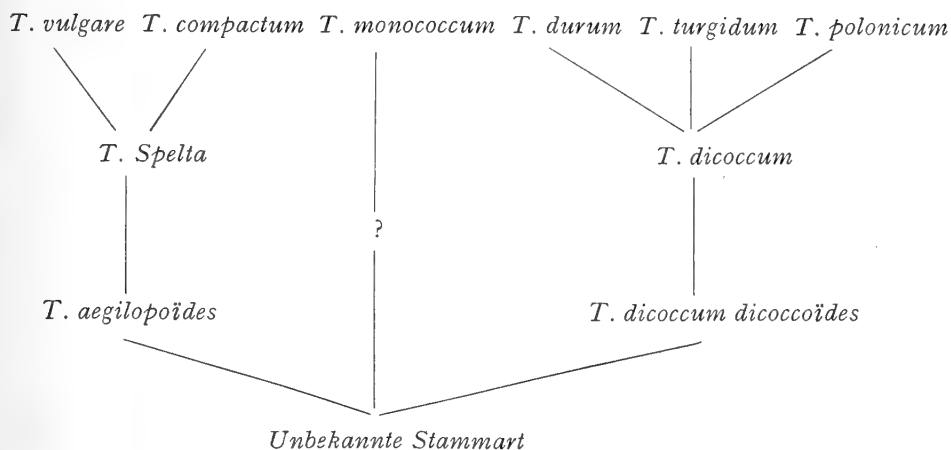
#### B. SEROLOGISCHE METHODE.

ZADE (80) ging serologisch de verwantschap der *Triticum*-soorten na. *T. monococcum* L. nam weer een afzonderlijke plaats in. De overige soorten vielen in twee groepen uiteen:

I. a. *T. dicoccum* Schrk.

- b. *T. turgidum* L.
- c. *T. durum* Desf.
- d. *T. polonicum* L.
- II. a. *T. Spelta* L.
- b. *T. vulgare* Vill.
- c. *T. compactum* Host.

Hij geeft den volgende stamboom:



### C. METHODE DER „SEXUEELE AFFINITEIT” (NAEGELI).

VON TSCHERMAK (67 en 68) verrichtte tal van soortskruisingen binnen het geslacht *Triticum*. De mate van fertiliteit, welke bij verschillende soortskruisingen optrad, was een maatstaf ter beoordeeling van de verwantschap. VILMORIN en BEYERINCK zijn voorloopers op dit gebied geweest.

VON TSCHERMAK dacht zich de verwantschap en afstamming a. v.:

Stammarten: Spelzweizen	Einkornreihe <i>T. aegilopoïdes</i>	Emmerreihe <i>T. dicoccoïdes</i>	Dinkelreihe <i>T. Spelta</i> (Wild- form) unbekannt
	↓	↓	↓
Kulturformen: Spelzweizen	<i>T. monococcum</i>	<i>T. dicoccum</i>	<i>T. Spelta</i>
		↓      ↓	↓      ↓
Kulturformen: Nackttypen		<i>T. turgidum</i>   <i>T. polonicum</i>	<i>T. vulgare</i>   <i>T. compactum</i>
		↓	
		<i>T. durum</i>	

## D. METHODE „VAVILOV”.

VAVILOV (69) ging de verschillen in vatbaarheid van de *Triticum*-soorten na voor bepaalde ziekten, n.l. voor *Puccinia triticana* Eriks, en voor *Erysiphe graminis* D. C. Zijn resultaten zijn de volgende:

I. In relation to *Puccinia triticana* Eriks.

SUSCEPTIBLE	RESISTANT
<i>T. vulgare</i> Vill.	<i>T. durum</i> Desf.
<i>T. compactum</i> Host.	<i>T. polonicum</i> L.
<i>T. Spelta</i> L.	<i>T. turgidum</i> L.

## PERFECTLY IMMUNE

*T. monococcum* L.

*T. dicoccum* Schrk. has both susceptible and immune races.

II. In relation to *Erysiphe graminis* D. C.

SUSCEPTIBLE	RESISTANT
<i>T. vulgare</i> Vill.	<i>T. durum</i> Desf.
<i>T. compactum</i> Host.	<i>T. polonicum</i> L.
<i>T. Spelta</i> L. (a little less than the preceding ones)	<i>T. turgidum</i> L.
	<i>T. monococcum</i> L.

*T. dicoccum* Schrk. has both susceptible and immune races.

De waarde van deze verschillende methoden ter beoordeeling der verwantschap is niet dezelfde. Het aantal chromosomen heeft op zichzelf voor het vraagstuk de waarde van een morphologisch kenmerk. Op grond hiervan te besluiten tot een verwantschap van soorten met gelijk chromosomenaantal is niet toelaatbaar. Terecht zegt TÄCKHOLM (65):

„Noch weiss man zu wenig über die Konstanz der Chromosomen-, zahlen innerhalb der systematischen Einheiten, über die Bedingungen für eine Veränderung der Chromosomenzahl, und in wie weit eine „solche Veränderung auf die äusseren Merkmale einwirkt, als dass man „umgekehrt die Chromosomenzahlen direct als systematische Indicatoren verwenden könnte.”

Wat de methode der sexueele affiniteit betreft, ook deze heeft slechts betrekkelijke waarde, kan slechts aanwijzingen geven in een bepaalde richting. Zoo geven, zoowel *Triticum monococcum* L. als *Secale cereale* L. gekruist met *T. vulgare* Vill. steriele F<sub>1</sub> bastaarden; zij gedragen zich dus, wat betreft de sexueele affiniteit ten opzichte van *T. vulgare*, gelijk. De methode VAVILOV laat ons op sommige punten nog in twijfel en wel over de plaatsing van *T. monococcum* L. en *T. dicoccum* Schrk.

Ten opzichte van *Puccinia triticana* Eriks, bleek *T. monococcum* de eenigste soort te zijn, die volkomen immuun was. Dit wijst dus weer op de afzonderlijke plaats, welke deze in het systeem inneemt. Wat betreft *Erysiphe graminis* D. C. staat *T. monococcum* niet zoo op zichzelf. Zoowel wat betreft *Puccinia triticana* Eriks, als wat *Erysiphe graminis* D. C. aangaat, bleek *T. dicoccum* vatbare en onvatbare vormen te bezitten, zoodat onbeslist moet blijven, waar *T. dicoccum* ondergebracht dient te worden.

De meeste waarde is dan ook ongetwijfeld toe te kennen aan de serologische methode van ZADE met behulp waarvan een fijnere onderscheiding mogelijk is dan met de overige methoden.

In den nieuweren tijd heeft SCHULZ (46—57) zich meer speciaal bezig gehouden met het vraagstuk van de verwantschapen afstamming der granen. Hij komt op grond van verschillende overwegingen tot het opstellen van den volgende stamboom voor de *Triticum* soorten:

	Stammart	Kulturformengruppen		
		Spelzweizen	Nacktweizen	
			normal	missbildet
Einkornreihe	<i>Triticum aegilopoides</i>	<i>Triticum monococcum</i>	wohl nicht gezüchtet	wohl nicht gezüchtet
Emmerreihe	<i>Triticum dicoccoïdes</i>	<i>Triticum dicoccum</i>	<i>Trit. durum</i> → <i>Trit. turgidum</i> →	<i>T. polonicum</i> nicht bekannt
Dinkelreihe	nicht bekannt	<i>Triticum Spelta</i>	<i>Trit. compactum</i> <i>Trit. vulgare</i> <i>Trit. comp.</i> × <i>Trit. vulg.</i> = <i>T. capitatum</i>	nicht bekannt

Hij onderscheidt als afzonderlijke soort *T. capitatum* (*Squarehead* of *dikkoptarwe*) en vat deze op als constant geworden bastaarden van *T. vulgare* × *T. compactum*. Deze meening van SCHULZ staat op zichzelf.

Alles bij elkaar genomen heeft de verwantschap, zooals deze door de groepenindeeling wordt weergegeven, een hooge mate van waarschijnlijkheid. Elke systematische indeeling van de verbouwde *Triticum*-soorten dient dan ook deze groepenindeeling als uitgangspunt te kiezen.

§2. *Vermoedelijke afstamming.* Het vraagstuk van de afstamming van onze cultuurgewassen, zoowel als dat van onze huisdieren, heeft al heel wat pennen in beweging gebracht. Te verwonderen is dit niet, omdat dit

vraagstuk ten nauwste verbonden is met dat van de cultuurgeschiedenis van den mensch. De tarwe is een der oudste cultuurgewassen en over de afstamming ervan is dan ook reeds veel geschreven.

LINK (1821) (32) komt na verschillende beschouwingen tot de volgende slotconclusie wat betreft de afstamming van *T. sativum*: „Waarschijnlijk is het, dat ze in Azië wild voorkwam en men mag „zijnen bijval aan zoodanig berigt schenken, in voor zooverre het zich „door meer andere bijkomende gronden onderschraagd ziet. Mij komt „het voor, als moest men den geboortegrond der tarwe in de nabijheid „van dien der Spelt zoeken.”

DUREAU DE LA MALLE (1826) (17) zegt over de afstamming der tarwesoorten:

„Je sens que dans la question que je traite je ne pourrai apporter „qu’une certaine somme de probabilités, car la preuve évidente consisterait à mettre sous les yeux un individu de chaque espèce dont „l’état sauvage serait bien constaté.”

En verder:

„C’est dans la Palestine que l’agriculture a commencé; on y a d’abord trouvé le blé, l’orge, puis la vigne.”

Wat zij slechts vermoedden, werd spoedig bewaarheid. In 1854 werd voor het eerst in Azië een wilde *Triticum*-soort ontdekt, die met de cultuurtarwe belangrijke punten van overeenkomst had. Deze wilde *Triticum*-soort was *T. aegilopoïdes* Link. In 1889 deed KÖRNICKE een mededeeling over een andere wilde *Triticum* n.l. *T. vulgare* Vill. var. *dicoccoïdes* Kcke, in Palestina verzameld.

DE CANDOLLE (1883) (14) nam een diphyletische afstamming der *Triticum*-soorten aan, zich daarbij steunende op de volgende opvatting van de verwantschap:

I. FROMENT ET FORMES OU ESPÈCES VOISINES.

1. *T. vulgare* Vill.
2. *T. turgidum* L.
3. *T. durum* Desf.
4. *T. polonicum* L.

II. *Epéautre et formes ou espèces voisines.*

1. *T. Spelta* L.
2. *T. amyleum* Sér.
3. *T. monococcum* L.

De scheiding in deze 2 groepen dacht hij zich reeds vóór het in cul-



tuur nemen tot stand gekomen. Toch twijfelt hij er aan of de onder II genoemde soorten inderdaad wel bij elkaar hooren, waarin dus opgesloten ligt, dat hij ook nog met de mogelijkheid rekening hield, dat deze soorten uit de tweede groep uit verschillende stamvormen hun oorsprong genomen zouden kunnen hebben.

BEYERINCK (1884) nam eveneens een diphyletische afstamming in het geslacht *Triticum* aan. Zijn standpunt week echter af van dat van DE CANDOLLE. Hij zegt:

„Die eine Stammart würde der *Triticum monococcum* sein (oder eine „andere mit dieser Art nahe verwandte wilde Form, wie einige solche „Formen in der Levant gefunden werden), die zweite Stammart wäre „unbekannt und hätte durch Zuchtwahl die sechs anderen Weizenarten erzeugt nämlich *T. dicoccum*, *T. Spelta*, *T. turgidum*, *T. durum*, „*T. polonicum* en *T. vulgare*.”

In 1886 weliswaar komt hij op deze meening terug en voelt weer meer voor een monophyletische afstamming. BEYERINCK was de eerste, die in zijn beschouwingen rekening hield met het vinden van een wilden vorm n.l. van *T. aegilopoïdes* Link.

Deze valt uiteen in *T. aegilopoïdes boeoticum* Percival, de Europeesche vorm sinds 1883 bekend en *T. aegilopoïdes Thaoudar* Percival, een Aziatische vorm sinds 1854 bekend. *T. aegilopoïdes* staat, wat morphologische kenmerken betreft, zeer dicht bij *T. monococcum* en werd en wordt dan ook algemeen als de stamvorm hiervan beschouwd.

ZADE neemt (op grond van welke overwegingen is niet duidelijk) een mogelijke verwantschap aan tusschen *T. aegilopoïdes* en *T. Spelta* (Zie stamboom). Dit is dezelfde meening als HAUSSKNECHT was toegegaan en waarop door ASCHERSON en GRAEBNER (4) reeds afdoende kritiek werd uitgeoefend.

SCHULZ noemt als stamvorm van de gewone *T. monococcum*: *T. aegilopoïdes boeoticum* Perc.; als stamvorm van *T. monococcum* L. *flavescens* Kcke. (*engrain double*): *T. aegilopoïdes Thaoudar*. In de cultuur schijnen de wilde vormen meer en meer op de gekweekte te gaan gelijken. SCHULZ zegt hierover:

„Durch planmäßige Kultur kann ohne Zweifel in einigen Jahrzehnten aus *T. aegilopoïdes boeoticum* das gewöhnliche Einkorn gezüchtet „werden”.

Dit zal dan zoo opgevat dienen te worden, dat uit het wilde materiaal bepaalde lijnen geïsoleerd kunnen worden, die identiek zijn met

de gekweekte *T. monococcum*. Hiermede zou een positief bewijs geleverd zijn voor de afstamming van *T. monococcum* uit *T. aegilopoïdes*, zooals deze nog thans in het wild wordt aangetroffen. Gewenscht ware het, dat nog eens nauwkeurig werd nagegaan of uit *T. aegilopoïdes* de gekweekte *T. monococcum* te isoleeren is. De inzameling van *T. aegilopoïdes* dient dan te geschieden op een plaats, waar spontane kruising met *T. monococcum* is uitgesloten.

Dat *T. aegilopoïdes* verwant is met *T. monococcum* wordt bevestigd door de methode van de sexuele affiniteit. Kruisingen tusschen *T. aegilopoïdes* en *T. dicoccum* zijn het eerst met resultaat verricht door BEYERINCK. Aan PERCIVAL gelukte de kruising *T. dicoccum farrum* × *T. aegilopoïdes Larionowi Percival*. In beide gevallen waren de bastaarden steriel in overeenstemming met datgene wat bij *T. monococcum* wordt waargenomen.

VON TSCHERMAK beschikte niet over *T. aegilopoïdes*. Noodig zal het zijn, wat betreft de sexuele affiniteit, eveneens het gedrag na te gaan van *T. aegilopoïdes* ten opzichte van de overige tarwesoorten.

*T. aegilopoïdes* is nog niet aan de methode VAVILOV getoetst. Het aantal chromosomen is nog onbekend.

*T. dicoccoïdes Kcke* is het eerst bekend geworden uit een korte mededeeling van KÖRNICKE (30) in 1889. Hij had een herbariumexemplaar in Weenen gevonden in 1873, hetwelk in 1855 door KOTSCHY in Palestina was verzameld. KOTSCHY schijnt het voor een vorm van *Hordeum spontaneum* gehouden te hebben.

In 1906 werd *T. dicoccoïdes* opnieuw in wilden staat in Palestina aangetroffen door A. AARONSOHN (1, 2, 57 en 58). Sindsdien zijn ons verschillende vindplaatsen bekend geworden o. a. uit Perzië, waar STRAUZ de eerste exemplaren verzamelde.

Al spoedig bleek, dat uit het zaad, dat AARONSOHN uit Palestina stuurde, zeer verschillende typen te voorschijn kwamen. Aanvankelijk werd deze vormenrijkdom toegeschreven aan de zeer verschillende uitwendige omstandigheden waaronder *T. dicoccoïdes* in het wild voorkwam, maar dit alleen was niet voldoende ter verklaring, zoodat het vermoeden rees, dat een gedeelte dezer typen hun ontstaan te danken hadden aan spontane kruising. De kans hierop is in Palestina veel grooter dan in de gematigde luchtstreken, wat ook blijkt uit het veelvuldig vinden van spontane bastaarden tusschen *cultuurtarwe* en *T. dicoccoïdes*, waar deze laatste dicht bij tarweakkers wordt aangetroffen

[AARONSOHN (1 en 2), COOK (16), J. DE VILMORIN (76)]. Vooral talrijk waren de typen, die in morphologische kenmerken instonden tusschen *T. aegilopoïdes* en *T. dicoccoïdes*. Deze beiden worden zeer veel naast elkaar in Palestina aangetroffen. Zoo vermeldt AARONSOHN:

„Besonders zahlreich waren die Formen einerseits des *T. dicoccoïdes*, „dessen Hüllspelzen einen gut ausgebildeten Seitenzahn aufweisen, „wodurch sie morphologisch dem *Triticum monococcum* nahekommen, anderseits des *Triticum aegilopoïdes*, bei denen der Seitenzahn „der Klappe so auffallend kurz ist wie KÖRNICKE ihn früher bei *T. „monococcum* nie gesehen hatte. Ich hatte sogar wegen dieser Formen Kontroversen mit KÖRNICKE. Schon auf einigen meiner Etiketten von 1906 hatte er meine Bestimmungen von *T. dicoccoïdes* in *T. „aegilopoïdes* verbessert und vice versa”.

AARONSOHN wijst er dan op, dat kruisingen uit zullen moeten maken of deze intermediaire typen werkelijk hun ontstaan te danken hebben aan spontane kruising.

SCHULZ kwam na onderzoek van heel veel materiaal tot de conclusie, dat van de vormen, die AARONSOHN tot *T. dicoccoïdes* rekende, er talrijke waren, die hun ontstaan te danken hadden aan de kruising *T. aegilopoïdes* *Thaoudar*  $\times$  *T. dicoccoïdes*. De Syrische *T. dicoccoïdes* varieert volgens hem in cultuur zeer weinig.

Wat uit een en ander wel blijkt is, dat de onderscheiding van *T. dicoccoïdes* en *T. aegilopoïdes* lang niet altijd gemakkelijk is.

KÖRNICKE (1885) was aanvankelijk geneigd alle tarwesoorten (uitgezonderd *T. monococcum*) terug te voeren op één stamvorm. In 1889, sprekende over zijn vondst van *T. dicoccoïdes*, beschouwde hij deze als den stamvorm van *T. dicoccum*. Hij geloofde, dat er nog meer wilde vormen bestonden o. a. één, die als stamvorm van *T. Spelta* beschouwd zou kunnen worden. Deze meening van KÖRNICKE, dat de gekweekte *Triticum*-soorten uit drie verschillende stamvormen zouden zijn voortgekomen, is door ASCHERSON en GRAEBNER overgenomen.

Toch werd deze meening lang niet algemeen, mede ook doordat de veronderstelling van KÖRNICKE gegrondvest was op het ééne herbariumexemplaar in Weenen gevonden. Treffend is b.v., dat een onderzoeker als SOLMS—LAUBACH (60), sprekende over dewildest amvormen van de verbouwde *Triticum*-soorten, nog in 1899 schrijft:

„Es ist schon oben erwähnt worden, dass von ihnen allein mit Sicherheit nur Trit. monococcum im wilden Zustand bekannt ist. Von allen

„übrigen Arten ist es wohl unzweifelhaft, dass von ihrer Spontaneität in „irgend einem Gebiet, dessen Flora bekannt ist, gar nicht die Rede sein „kann.“

Pas na de wederontdekking in 1906 werd aan de vondst van KÖRNICKE grootere waarde toegekend. Men ging nu zelfs veelal verder dan hijzelf en beschouwde *T. dicoccoïdes* als den stamvorm van alle tarwe-soorten (uitgezonderd *T. monococcum*). Het nieuwere onderzoek heeft KÖRNICKE wel in het gelijk gesteld! Zoo wordt thans *T. dicoccoïdes* algemeen in verband gebracht met de *dicoccum*-groep en meer speciaal met *T. dicoccum*.

SCHULZ onderscheidt bij *T. dicoccoïdes* twee vormen, n.l.

1—*T. dicoccoïdes forma Kotschyana*.

2—*T. dicoccoïdes forma Strausziانا*.

Hij twijfelt er niet aan of *T. dicoccoïdes* is de stamvorm van *T. dicoccum*. Waarschijnlijk acht hij, dat van de Syrische en Perzische vormen van *T. dicoccoïdes* (en waarschijnlijk nog van andere nog niet gevonden of uitgestorven typen) verschillende vormen van *T. dicoccum* afstammen.

VON TSCHERMAK vond, dat wat betreft de sexuele affiniteit *T. dicoccoïdes* op één lijn te stellen was met *T. dicoccum* (Zie stamboom). Hij heeft echter *T. aegilopoïdes* niet in het onderzoek betrokken. Uit hetgeen AARONSOHN, SCHULZ e.a. mededeelen moet men echter de conclusie trekken, dat *T. aegilopoïdes* gekruist met *T. dicoccoïdes* wél fertiele bastaarden geeft in tegenstelling met *T. dicoccum*, welke met *T. aegilopoïdes* gekruist steeds steriele bastaarden oplevert. (BEYERINCK, PERCIVAL). Merkwaardigerwijs schijnen er tusschen de beide wilde *Triticum*-soorten nog geen kruisingen verricht te zijn.

ZADE toonde serologisch de verwantschap van *T. dicoccoïdes* met de *dicoccum*-groep aan.

VAVILOV deelt mede, dat *T. dicoccoïdes* wat betreft vatbaarheid voor ziekten, zich gedraagt als *T. dicoccum*.

Wat het chromosomenaantal aangaat, vermeldt SAX (45) 14 als haploïd getal. Zelf heb ik echter 7 haploïd gevonden. Een nader onderzoek van verschillende vormen is dus gewenscht. Op grond van een en ander is wel komen vast te staan, dat *T. dicoccoïdes* ten nauwste verwant is met de *dicoccum*-groep en wel het meest met *T. dicoccum*. Maar, dat *T. dicoccoïdes* de stamvorm is van *T. dicoccum* is niet even zeker. De mogelijkheid bestaat, dat *T. dicoccoïdes* zelf zich uit den

eigenlijken stamvorm gedifferentieerd heeft; een stamvorm waaruit eveneens de leden van de *dicoccum*groep zijn voortgekomen.

Hoe hebben wij ons nu echter de afstamming van de overige leden van de *dicoccum*groep te denken, n.l. van *T. turgidum*, *T. durum* en *T. polonicum*, de „Nacktwoizen” uit de *dicoccum*groep? *T. durum* en *T. polonicum* zijn twee zeer naverwante soorten. De meeste onderzoekers zijn dan ook de meening toegedaan, dat *T. polonicum* uit *T. durum* is voortgekomen (VILMORIN, KÖRNICKE, SCHULZ, PERCIVAL). De grenzen tusschen *T. durum* en *T. turgidum* zijn lastig te trekken, waar KÖRNICKE reeds op wees.

„Namentlich habe ich viele Sorten, die mir in dem einen Jahre mehr „zu *T. turgidum*, im anderen mehr zu *T. durum* zu gehören scheinen”.

SCHULZ (48) laat deze beide soorten afstammen van uitgestorven *T. dicoccum* vormen, dus van een cultuurtarwe, voornamelijk omdat deze reeds in één kenmerk van de wilde *T. dicoccoïdes* verschilt, n.l. het loslaten van de leden der aarspil na wrijving van de rijpe aar. Bij *T. dicoccoïdes* vallen deze bij rijpheid vanzelf uiteen. Men kan zich echter ook indenken, dat *T. durum* en *T. turgidum* rechtstreeks uit de wilde vormen ontstaan zijn. Er is geen enkel bewijs voor, dat dit noodzakelijk via een cultuurvorm gebeurd moet zijn. Wellicht hebben ook beide mogelijkheden zich in den loop der phylogenetische ontwikkeling verwezenlijkt. Waar de experimenteele methoden ons bij beantwoording van deze vragen in den steek laten, valt hierover niets met voldoende zekerheid te zeggen.

De meeste moeilijkheden brengt ons de vermoedelijke afstamming van de *Spelta*-groep. Geen enkele wilde *Triticum*-soort is bekend, die met de afstamming van deze groep in verband gebracht kan worden.

Op grond van de vondst van FABRE in het midden der vorige eeuw, ontwikkelde zich de meening, dat *T. vulgare* uit *Aegilops ovata* zou kunnen ontstaan. Hoewel spoedig werd aangetoond, dat deze vermoedelijke *Aegilops*-afstamming op een verkeerde interpretatie van de waargenomen verschijnselen berustte (zie overzicht *Triticum-Aegilops* literatuur bij SOLMS-LAUBACH 1899), bleef men toch in het laatst van de vorige eeuw de afstamming van de tarwe in verband brengen met het geslacht *Aegilops*. Ook FR. KÖRNICKE heeft hieraan een tijd lang geloofd. Zoo vermeldt hij in 1885, dat de vermoedelijke stamvorm van de *Triticum*-soorten (uitgezonderd *T. monococcum*) een vorm is, die tot het geslacht *Aegilops* behoort. *T. Spelta* zou dan het dichtst bij dezen

wilden stamvorm staan, daar *T. Spelta* bepaalde kenmerken heeft, die sterk aan eenige *Aegilops*-soorten herinneren. Echter toen reeds neigde KÖRNICKE er toe over in *T. dicoccum* een gecultiveerden vorm te zien, die het dichtst bij den wilden stamvorm zou staan. In 1885 was KÖRNICKE dus nog overtuigd van een diphyletische afstamming der tarwe-soorten. Na de wederontdekking van *T. dicoccoïdes* in 1906 raakte de *Aegilops*-afstamming op den achtergrond. Van de baan is deze opvatting overigens nooit geweest. Dit blijkt o.a. uit de publicatie van STAPF (62) in 1909 en van PH. L. DE VILMORIN (75) in 1911.

In een nieuwen vorm wordt de *Aegilops*-afstamming van de *Spelta*-groep gepropageerd door PERCIVAL (39). Hij vat de leden dezer groep op als constant geworden bastaarden van:

$$\left. \begin{array}{l} T. dicoccoïdes \\ (T. dicoccum) \\ (T. durum) \end{array} \right\} \times \begin{array}{l} Aegilops cylindrica \\ \text{en} \\ Aegilops ovata. \end{array}$$

„Investigation of the morphological features of practically all known „forms of *Triticum vulgare* has convinced me that there is not, nor has „there ever been a prototype of the *Bread Wheat* series. The characters „of *T. vulgare* and its allies appear to me those of a vast hybrid race, „initiated long ago by the crossing of wheats of the Emmer series with „species of *Aegilops*, and that *Triticum Spelta* is a segregate of this „hybrid.”

Wat betreft de verscheidenheid van vormen in de *dicoccum*-groep, kan hij zich indenken, dat deze ontstaan is door kruising van mutanten voortgekomen uit hetzelfde specifieke prototype. De buitengewone gecompliceerdheid en het eindeloos aantal variëteiten en intermediaire vormen van het „vulgare race” kunnen alleen bevredigend verklaard worden door een hybriden oorsprong aan te nemen uit twee of meer verschillende species.

„Any interpretation of the origin of the *vulgare* race, and with it the „rest of the *Bread Wheat* series must account for the racial characters „mentioned below which differentiate *Triticum vulgare* from the Emmer series:

1. The presence of a single line of long hairs on the summit of the longitudinal ridges of the young leaf blades, with shorter ones or none at all on the sides of the ridges.
2. Thin walled hollow culms.
3. The exceptionnally tough, non disarticulating rachis.

4. The rounded back and absence of keel on the lower part of the empty glume of a large proportion of the race.

5. The comparatively short awns of the fully bearded ears, „and the occurrence of beardless and semi bearded races.”

Volgens PERCIVAL bezitten de vermoedelijke prototypen van de *dicoccum*-groep geen van de bovengenoemde eigenschappen; alle worden echter aangetroffen in *Aegilops ovata* en *Aegilops cylindrica*. Hij twijfelt er niet aan of beide hebben aan den opbouw van de „vulgare races” medegewerkt. Zelf voelt hij als bezwaar van zijn theorie, dat de beide soorten *Aegilops*, gekruist met leden van de *dicoccum*-groep, steriele bastaarden geven. Hij oppert echter de veronderstelling, dat de spontane bastaarden tusschen de wilde *Aegilops*-soorten, en de „emer”-prototypen meer fertiel zijn onder hun natuurlijke klimaatsomstandigheden. Hij beschouwt *T. Spelta* als het meest verwant met den *Aegilops cylindrica*-ouder.

Overtuigend kan men de bewijsvoering van PERCIVAL niet noemen. Alle kenmerken, welke hij noemt (uitgezonderd misschien het eerste), waardoor de *Spelta*-groep zou verschillen van de veronderstelde prototypen van de *dicoccum*-groep, zijn van kwantitatieven aard. Bovendien worden deze eigenschappen in meerdere of mindere mate gevonden bij de cultuurvormen van de *dicoccum*-groep. Op grond van één en ander te besluiten tot een hybriden-oorsprong uit twee verschillende, wel is waar na verwante geslachten, lijkt dan ook gewaagd. Trouwens de typische *vulgare* kenmerken kunnen optreden na onderlinge kruising van de leden der *dicoccum*-groep, waar M. H. DE VILMORIN (70) reeds op wees.

Het serologisch onderzoek van ZADE, waarin hij ook *Aegilops ovata* betrok, gaf dan ook geen nauwere verwantschap tusschen *Aegilops ovata* en de *Spelta*-groep, dan tusschen *Aegilops ovata* en de *dicoccum*-groep.

VAVILOV heeft *Aegilops* niet in het onderzoek opgenomen. Volgens een voorloopige mededeeling van PERCIVAL (40) is het aantal chromosomen 14 haploïd bij eenige *Aegilops*-soorten. (Zie ook SAX 45). Zonder aanname van bepaalde hypothesen is het getal 21 haploïd bij de *vulgare*-groep, met behulp van de veronderstelling van PERCIVAL, dus niet te verklaren.

Alles bij elkaar genomen is de *Aegilops*-afstamming van de *Spelta*-groep in geen deele waarschijnlijker geworden.

Van andere theorieën over de afstamming van de *Spelta*-groep, wil ik

die van SCHULZ noemen. Het valt niet te ontkennen, dat deze het meest logisch aansluit bij de opvattingen over de afstamming van de beide andere groepen. SCHULZ is ervan overtuigd, dat de wilde stamvorm van *T. Spelta* nog leeft en meent deze te moeten zoeken in het Euphraat-Tigris gebied. Deze zou dan op dezelfde wijze van *T. Spelta* verschillen als *T. aegilopoïdes* van *T. monococcum* en *T. dicoccoïdes* van *T. dicoccum*. De beide „Nackttypen” van de *Spelta*groep hebben zeer veel punten van overeenkomst. SCHULZ laat deze, in overeenstemming met de „Nackttypen” van de *dicoccum*groep, afstammen van gecultiveerde „Spelztypen” uit de *Spelta*groep, om dezelfde redenen als bij de *dicoccum*groep vermeld werd. Voor deze aanname gelden eveneens dezelfde bezwaren. Alle „Nackttypen” samengevat (zoowel van de *dicoccum*groep als van de *Spelta*groep) zegt hij:

„Allerdings kommen als Stammformen der Nacktweizen nicht heute „existierende sondern ausgestorbene Spelzweizenformen im Frage.”

Ten slotte dient de vraag onder de oogen te worden gezien welke be tekenis voor de afstamming te hechten is aan het feit, dat de chromosomenaantallen van de *Triticum*-soorten veelvouden van een bepaald grondgetal (in dit geval 7) bedragen. Dit verschijnsel wordt gewoonlijk polyploidie genoemd en talrijke gevallen zijn ons reeds bekend (Zie 66). Bij de *Triticum*-soorten hebben wij dan diploïde, tetraploïde en hexaploïde vormen, gerekend naar het aantal chromosomen, welke in de somatische cellen worden aangetroffen.

Algemeen neemt men tegenwoordig aan, dat de vormen met hooger chromosoomgetal zich uit die met lager ontwikkeld hebben. Deze meening is gegrond op de waarneming, dat somtijds in het experiment eveneens een chromosoomvermeerdering tot stand komt. Het bekende voorbeeld is dat van *Oenothera Lamarckiana gigas*, een mutant, die in de cultures van DE VRIES voor het eerst optrad. Deze heeft ten opzichte van den uitgangsvorm *Oenothera Lamarckiana* het dubbele aantal chromosomen n.l. 28 diploïd; is dus tetraploïd. Hoe deze verdubbeling tot stand is gekomen weet men nog niet. DE VRIES, STOMPS (63) ERNST (19) en anderen zijn de meening toegedaan, dat de verdubbeling in de geslachtscellen der *Oenothera Lamarckiana* heeft plaatsgevonden. GATES (21, 22 en 23) daarentegen blijft zijn meening handhaven, dat het het meest waarschijnlijk te achten is, dat de verdubbeling heeft plaatsgevonden in het bevruchte ei, of wel in een vroeg embryonaal



stadium. Door een abnormaal verloop van een somatische celdeeling zou dan een *gigascel* gevormd zijn, waaruit de *gigas*-vorm is voortgekomen. Ook apogame ontwikkeling van een tetraploïd ei heeft hij (1913) als mogelijkheid geopperd. Voor geen der beide meeningen is een bewijs geleverd. Experimenteel dient dan ook getracht te worden het vraagstuk tot een oplossing te brengen. GATES zegt:

„It should be possible to test this hypothesis by subjecting plants in „which tetraploïd mutations occur to a sudden drop in temperature at „about the time when the first division of the fertilised egg is taking „place.”

Maar nog op andere manieren kan men zich een verdubbeling van het aantal chromosomen tot stand gekomen denken, n.l. door transversale doorsnoering der individuele chromosomen, een mogelijkheid waar STRASZBURGER (64) reeds op wees en welke FARMER en DIGBY (20) in *Primula Kewensis* hebben getracht waarschijnlijk te maken.

HEILBORN (26) acht het daartegenover onwaarschijnlijk, dat gelijktijdig alle chromosomen een transversale doorsnoering ondergaan, zoodat hij het met de opvatting van FARMER en DIGBY in het geheel niet eens is. Eerder is volgens hem te verwachten, dat afzonderlijke chromosomen transversaal uiteenvallen.

Een verdere mogelijkheid is dispermatische bevruchting. Een geval hiervan is door NEMEC (36) in *Gagea lutea* waargenomen. Dispermatische bevruchting van een haploïd ei geeft triploïde vormen, van een diploïd ei zou tetraploïde kunnen geven. Dat de kans zeer gering is, dat op deze wijze tetraploïde vormen tot stand gekomen zijn, spreekt wel vanzelf.

Ook door kruising kunnen bastaarden resulteren met hooger aantal chromosomen. Sommige onderzoekers zooals ERNST (19) en WINGE (79) gaan zelfs zoover alle gevallen van polyploidie terug te voeren op kruising van vormen met verschillend chromosomenaantal. WINGE denkt zich daarbij, dat de beide chromosoomstellen een geringe affiniteit tot elkaar hebben, waardoor paring achterwege blijft. Zoo ontstaan vormen met hoogere chromosoomgetallen. Dat zich hierbij nog andere mogelijkheden openen heeft BREMER (13) in hooge mate waarschijnlijk gemaakt bij bastaarden van *Saccharum officinarum*  $\times$  *Saccharum spontaneum*. Deze bezitten resp. 40 en 56 chromosomen. Bij de bastaard-individuen waren dus in de somatische cellen 96 (40 + 56) chromosomen te verwachten. In werkelijkheid vond hij bij de reductiedeeling 68

gemiini, wat dus zou wijzen op een diploïd aantal van 136 ( $40 + 56 + 40$ ). Hij denkt zich nu, dat in de zygote, door overlansche splitsing van de *S. officinarum*-chromosomen, het hogere aantal tot stand is gekomen.

En daarmee is volstrekt niet het aantal mogelijkheden uitgeput. Leerzaam is in dit opzicht de publicatie van BLAKESLEE, BELLING en FARNHAM (12), die er op wijzen hoe op verschillende manieren tetraploïdie in *Datura* tot stand kan komen.

Wat uit één en ander wel blijkt, is, dat men het over de wijze van ontstaan van de polyploïdie nog geheel oneens is. Wel lijkt het waarschijnlijk, dat op verschillende manieren deze tot stand kan komen en dus mogelijk ook in den loop der phylogenie tot stand gekomen is. Hoe de verdubbeling zich uit in de eigenschappen der planten, is ook nog een punt, waar veel over geschreven is, maar waar nog zeer weinig eensgezindheid overheerscht. Schijnen vele eigenschappen bij *Oenothera Lamarckiana gigas* van kwantitatieven aard te zijn, BLAKESLEE (11 en 12) heeft ons in *Datura* met een gigasvorm bekend gemaakt, die kwalitatief zeer verschilt van den uitgangsvorm.

De gevallen van polyploïdie bij *Oenothera*, *Primula* en *Datura* zijn toevallig in het experiment ontstaan. Anders is het met die gevallen, waarbij men kunstmatig de polyploïdie tot stand heeft gebracht. Aan deze experimenten moet groote waarde worden toegekend. Ik wijs hier op de onderzoeken van EL. en EM. MARCHAL, WINKLER (77) en W. E. DE MOL (34). Hoe veel belovend hun resultaten ook zijn, toch laten zich daaruit nog geen algemeene conclusies trekken.

Zoo lijkt de tijd nog niet gekomen om nu reeds gissingen te uiten omtrent de wijze van ontstaan der polyploïdie, zooals deze in de natuur wordt aangetroffen, in casu bij de *Triticum*-soorten. Toch is het begrijpelijk, dat men reeds nu een parallel trekt tusschen dezen vorm van polyploïdie en die welke in het experiment, hetzij doelbewust teweeggebracht, hetzij toevallig ontstaan is. Want dat verdubbeling en vermeerdering van het aantal chromosomen in den loop der phylogenie een bepaalden rol vervuld heeft en nog thans vervult, lijkt toch op grond van het feitenmateriaal, dat ons thans ter beschikking staat, in hooge mate waarschijnlijk. De experimenteele cytologie dient echter te bepalen, welke de omvang en beteekenis van dezen factor in het evolutieproces kan geweest zijn.

Zoo is het dan ook in zekere mate waarschijnlijk, dat alle *Triticum*-

soorten zich uit één oer-stamvorm ontwikkeld hebben, die 7 chromosomen haploïd bevatte. Door verdubbeling, op welke wijze dan ook, kunnen hieruit tetraploïdevormen ontstaan zijn. Dat deze verdubbeling slechts eens in den loop der phylogenie tot stand gekomen zou zijn, is niet aannemelijk. Zoo behoeven alle tetraploïde *Triticum*-soorten volstrekt niet hun oorsprong te nemen uit één en denzelfden stamvorm. Over het ontstaan der hexaploïde *Triticum*-soorten valt ook heel weinig te zeggen. GATES (23) geeft als hypothese, dat de hexaploïdie in *Triticum* tot stand gekomen zou zijn door spontane kruising van een diploïde en tetraploïde *Triticum*-soort. Daaruit resulteerde een triploïde vorm. Door een lengtesplitsing van de individueele chromosomen zou dan uit de triploïde vorm een hexaploïde ontstaan zijn. De bastaarden tusschen diploïde en tetraploïde *Triticum*-soorten zijn evenwel steriel. Men zou zich echter kunnen voorstellen, dat zulke kruisingen tusschenbeiden wel fertiel waren en dan zou hieruit door verdubbeling een hexaploïde vorm ontstaan zijn.

GATES wil ook voor dit geval den experimenteelen kant op. Ongetwijfeld is dan ook van de experimenteele cytologie een oplossing van deze in vele punten nog zoo duistere vraagstukken te verwachten.

---

## SAMENVATTING

Het verloop van de reductiedeeling werd nagegaan en het aantal chromosomen vastgesteld bij de volgende *Triticum* soorten:

	haploïd aantal
1. <i>T. monococcum</i> L. var. <i>flavescens</i> Kcke. . . . .	7
2. <i>T. dicoccum</i> Schrk. var. <i>rufum</i> Kcke . . . . .	14
3. <i>T. turgidum</i> L. var. <i>megalopolitanum</i> Kcke. . . . .	14
4. <i>T. durum</i> Desf. var. <i>leucurum</i> Al. . . . .	14
5. <i>T. polonicum</i> L. var. <i>levissimum</i> Hall. . . . .	14
6. <i>T. vulgare</i> Vill. var. <i>lutescens</i> Al. . . . .	21
7. „ „ „ „ <i>ferrugineum</i> Al. . . . .	21
8. „ „ „ „ <i>erythrospermum</i> Kcke . . . . .	21
9. „ „ „ „ <i>milturum</i> Al. . . . .	21
10. „ „ „ „ <i>alborubrum</i> Kcke. Geldersche ris- weit . . . . .	21
11. „ „ „ „ <i>albidum</i> Al. Wilhelmina . . . . .	21
12. „ „ „ „ „ „ <i>Imperiaal IIa</i> . . . . .	21
13. „ „ „ „ „ „ <i>Millioen II</i> . . . . .	21
14. <i>T. compactum</i> Host var. <i>splendens</i> Al. . . . .	21
15. <i>T. compactum</i> Host var. <i>creticum</i> Mazz. . . . .	21
16. <i>T. Spelta</i> L. var. <i>Duhamelianum</i> Mazz. . . . .	21
17. <i>T. dicoccoïdes</i> Kcke. var. <i>Aaronsohniï</i> . . . . .	7

Bij alle genoemde soorten waren in den loop van de tetradendeelingen 5 samenballingsstadia vast te stellen.

1°. De eerste samenballing van het chromatine in de kern vindt plaats bij den overgang van het ruststadium naar de eerste deelingsstadia.

2°. De tweede is de typische synapsis.

3°. De derde samenballing gaat gepaard met een segmentatie van den chromatinedraad. („second contraction”).

4'. De vierde samenballing is de samenballing na de diakinese.

5°. De vijfde samenballing is die na de interkinese.

Gewezen werd op de wandstandige verdeeling van het chromatine-materiaal in de interkinese, waarmede deze met de diakinese overeenkomt. Evenals de diakinese gevolgd wordt door een samenballing geschiedt dit ook bij de interkinese.

In de pollentetrade en jonge pollenkorrels was steeds een straalsgewijze rangschikking van het protoplasma rondom de kern te constateeren.

De indeeling van het geslacht *Triticum*, op grond van de aantallen chromosomen, komt in hoofdzaak overeen met de indeelingen volgens morphologische kenmerken, de sexuele affiniteit, de serologische methode en de methode „VAVILOV". Het door mij onderzochte ras van *T. dicoccoïdes* Kcke. var. *Aaronsohnii* Percival vormt echter een uitzondering.

---

## SUMMARY

The reduction division was studied and the number of chromosomes determined of the following *Triticum* species:

	Haploid Number
1. <i>T. monococcum</i> L. var. <i>flavescens</i> Kcke. (fig. 31) . . . . .	7
2. <i>T. dicoccum</i> Schrk. var. <i>rufum</i> Kcke. (fig. 32 and 33). . .	14
3. <i>T. turgidum</i> L. var. <i>megalopolitanum</i> Kcke (fig. 42). . . .	14
4. <i>T. durum</i> Desf. var. <i>leucurum</i> Al. (fig. 35). . . . .	14
5. <i>T. polonicum</i> L. var. <i>levissimum</i> Hall (fig. 36 and 37) . . . .	14
6. <i>T. vulgare</i> Vill. var. <i>lutescens</i> Al. (fig. 34) . . . . .	21
7. " " " " <i>ferrugineum</i> Al . . . . .	21
8. " " " " <i>erythrospermum</i> Kcke . . . . .	21
9. " " " " <i>milturum</i> Al . . . . .	21
10. " " " " <i>alborubrum</i> Kcke. Gelderscherisweit (fig. 13). . . . .	21
11. " " " " <i>albidum</i> Al. Wilhelmina (fig. 38 and 43). . .	21
12. " " " " " " <i>Imperiaal IIa</i> . . . . .	21
13. " " " " " " <i>Millioen II</i> . . . . .	21
14. <i>T. compactum</i> Host var. <i>splendens</i> Al . . . . .	21
15. " " " " <i>creticum</i> Mazz. . . . .	21
16. <i>T. Spelta</i> L. var. <i>Duhamelianum</i> Mazz. . . . .	21
17. <i>T. dicoccoïdes</i> Kcke. var. <i>Aaronsohnii</i> . . . . .	7

The pollen-mother-cells in the young anthers lie close together (fig. 54); in the later stages they form a ring, when seen in transverse sections. The first division stage is a contraction of the chromatic substance in the nucleus (fig. 1). This is followed by the leptonema-stage, synapsis (a second contraction) (fig. 50), zygonema (fig. 4), a third contraction stage (known as „second contraction” fig. 2), strepsinema (fig. 5 and 6) and diakinesis (fig. 3). After diakinesis a fourth contraction was obser-

ved (fig. 22). The wall of the nucleus then disappears and soon after the gemini are seen in the cytoplasm. The multipolar spindle is then formed (fig. 7), and is followed by a bipolar one. In the bipolar spindle the bivalent chromosomes, are scattered through the whole of the spindle-figure (fig. 8). In the later stages of the bipolar spindle they are so arranged that they form the aequatorial plate. This stage is favourable to the counting of the number of chromosomes. The anaphase and telophase of the first division take place in the usual way (fig. 9, 25 en 12). The anaphase is also a suitable stage for the counting of the chromosomes. The next stage is the interkinesis. The chromatic substance clings to the wall of the nucleus (fig. 10). After interkinesis another contraction was observed similar to the one after diakinesis. This is the fifth contraction (fig. 26). On the bipolar spindle the chromatic substance is scattered all over the spindle, as described in the case of the heterotype division (fig. 27). In the metaphase of the homoötype division the number of chromosomes could not be determined (fig. 28). The anaphase, telophase and the formation of the pollen-tetrads proceed normally. In the tetrads as well as in young pollen-grains a radiation of the cytoplasm could be seen around the nucleus.

The cultivated species of wheat may be divided into 3 groups, according to their chromosome numbers. This division corresponds roughly to the one founded on different degrees of sterility, on serological behaviour and on susceptibility to certain diseases.

The wild *T. dicoccoides* Kcke. var. *Aaronsohnii* Percival forms an exception, as it enters into the *monococcum*-group (*T. monococcum* L.) according to the number of chromosomes; into the *dicoccum*-group (*T. dicoccum*, *T. turgidum*, *T. durum*, *T. polonicum*) according to physiological relationships.

---

## LITTERATUUR

1. AARONSOHN, A., 1909. Über die in Palästina und Syrien wildwachsend aufgefundenen Getreidearten. Verhandlungen der k. k. Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien Bd. 59.
2. AARONSOHN, A., 1909. Contribution à l'histoire des céréales. Le blé, l'orge et le seigle à l'état sauvage. Bulletin de la Société Botanique de France 56.
3. ALLEN, E., 1916. Studies on cell division in the albino rat. The Anatomical Record vol. 10.
4. ASCHERSON, P. und GRAEBNER, P., 1898—1902. Synopsis der Mitteleuropäischen Flora II<sup>ter</sup> Band I<sup>ster</sup> Abt. Leipzig. Engelmann.
5. BALLY, W., 1912. Chromosomenzahlen bei Triticum und Aegilopsarten. Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft Bd. XXX.
6. BALLY, W., 1919. Die Godronsche Bastarde zwischen Aegilops- und Triticumarten. Zeitschrift für Ind. Abst. u. Vererbungslehre Bd. XX.
7. BELLING, J., 1921. On counting Chromosomes in the Pollen-Mother-Cells. The American Naturalist.
8. BEYERINCK, M. W., 1884. Ueber den Weizenbastard Triticum monococcum ♀ × Triticum dicoccum ♂. Nederlandsch Kruidkundig Archief. Serie 2. deel 4, 2de stuk.
9. BEYERINCK, M. W., 1886. Ueber die Bastarde zwischen Triticum monococcum und Triticum dicoccum. Nederlandsch Kruidkundig Archief. Serie 2. Deel 4. 4de stuk.
10. BLAKESLEE, A. F., 1922. Variations in Datura due to changes in chromosome number. The American Naturalist 56.
11. BLAKESLEE, A. F., 1921. Types of mutations and their possible significance in evolution. The American Naturalist 55.
12. BLAKESLEE, A. F., BELLING, J. en FARNHAM, M. E., 1923. Inheritance in tetraploid Daturas. The Bot. Gaz. LXXVI.
13. BREMER, G., 1921. Een cytologisch onderzoek aan eenige soorten en soortsbastaarden van het geslacht Saccharum. Diss. Wageningen.
14. CANDOLLE, A. de, 1883. Origine des plantes cultivées. Paris.
15. CHAMBERLAIN, C. J., 1920. Methods in Plant Histology. Third Edition. Chicago.
16. COOK, O. F., 1913. Wild Wheat in Palestina. U. S. D. of Agriculture Bureau of Plant Industry. Bulletin No. 274.
17. DUREAU DE LA MALLE, 1826. Recherches sur l'Histoire ancienne, l'origine et la Patrie des céréales, et nommément du blé et de l'orge. Annales des sciences naturelles.



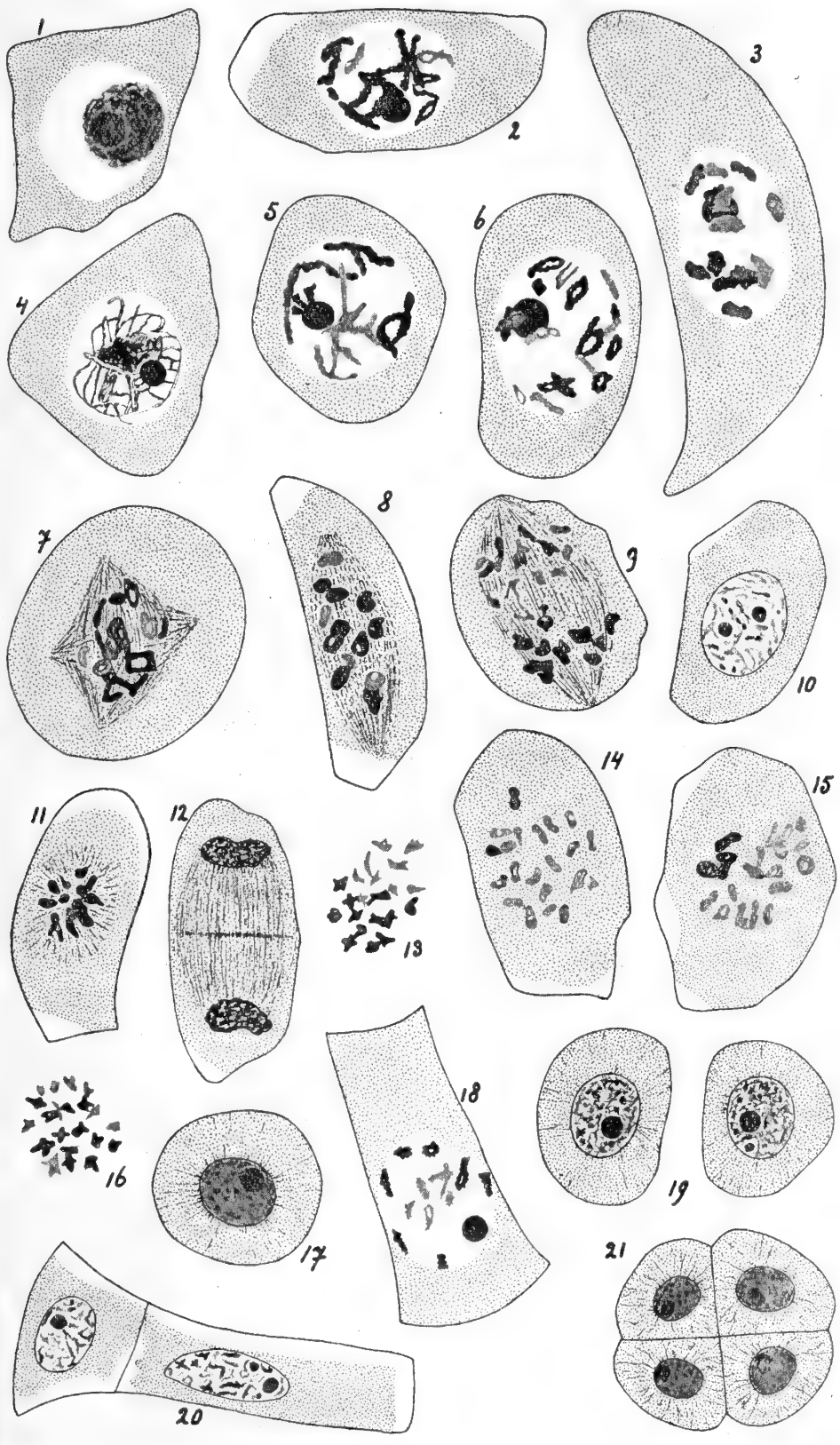
18. ERNST, A., 1918. Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich. Jena. Gustav Fischer.
19. ERNST, A., 1922. Chromosomenzahl und Rassenbildung. Vierteljahrschrift der Naturforschenden Gesellschaft in Zürich. Jahrg. 67.
20. FARMER, J. B. and DIGBY, L., 1914. On dimensions of chromosomes considered in relations to phylogeny. Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Ser. B. vol. 205.
21. GATES, R. R., 1909. The Stature and Chromosomes of *Oenothera gigas* de Vries. Archiv für Zellforschung Bd. III.
22. GATES, R. R., 1913. Tetraploid mutants and chromosome mechanisms. Biologisches Centralblatt Bd. 33.
23. GATES, R. R., 1924. Polyploidy. The British Journal of experimental Biology vol. I.
24. GOLINSKI, St. J., 1893. Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des Androeceums und des Gynaeceums der Gräser. Botanisches Centralblatt Bd. 55.
25. GRAHAM CANNON, H., 1923. On the nature of the centrosomal force. Journal of Genetics vol. XIII.
26. HEILBORN, O., 1924. Chromosomenumbers and dimensions, species formation and phylogeny in the genus *Carex*. Hereditas V.
27. KIHARA, H., 1919. Ueber cytologische Studien bei einigen Getreidearten. Mitt. I. und II The Botanical Magazine published by the Tokyo Botanical Society Vol. XXXIII.
28. KIHARA, H., 1921. Ueber cytologische Studien bei einigen Getreidearten. Mitt. III The Bot. Mag. of Tokyo Vol. XXXV.
29. KÖRNICKE, FR., 1885. Die Arten und Varietäten des Getreides.
30. KÖRNICKE, FR. 1889. Ueber die wilden Stammformen unserer Kulturweizen. Sitzungsberichte der Niederrheinischen Gesellschaft für Natur und Heilkunde in Bonn.
31. KÖRNICKE, M., 1896. Untersuchungen über die Entstehung und Entwicklung der Sexualorgane von *Triticum*, mit besonderer Berücksichtigung der Kerntheilungen. Verhandlungen des Naturhistorischen Vereins der Preussischen Rheinlande, Westfalens und des Reg. Bezirks Osnabrück. Jahrgang 53.
32. LINK, H. F., 1821. De vóór-wereld en de oudheid door de natuurkunde opgehelderd. Afdeeling V: De geboortegrond van getemde dieren en verbouwde planten. Vrij vertaald door Dr. A. Moll, Amsterdam.
33. MOL, W. E. DE, 1921. Over het voorkomen van heteroploïde variëteiten van *Hyacinthus orientalis* L. in de Hollandsche culturen. Genetica 1921.
34. MOL, W. E. DE, 1923. Duplication of generative nuclei by means of physiological stimuli and its significance. Genetica V.
35. NAKAO, M., 1911. Cytological Studies on the nuclear division of the pollen mother-cells of some cereals and their hybrids. The journal of the college of agriculture Tohoku Imperial University Sapporo Japan, vol. IV.
36. NEMEC, B., 1912. Ueber die Befruchtung bei *Gagea* III. Bulletin Int. de l'Acad. de Science de Bohème Bd. 17.
37. NICOLAEWA, 1922. Zur Cytologie der *Triticum*arten. Verhandlungen des

- Kongresses für Pflanzenzüchtung in Saratow. 1920. Autoreferat in Zeitschrift Ind. Abst. und Vererbungslehre Bd. 29.
38. OVERTON, E., 1893. Ueber die Reduktion der Chromosomen in den Kernen der Pflanzen. Vierteljahrsschrift der Naturforschenden Gesellschaft in Zürich Jahrgang 38.
  39. PERCIVAL, J., 1921. The wheat plant. London, Duckworth & Co.
  40. PERCIVAL, J., 1923. Chromosome Numbers in Aegilops. Nature 16 Juni, 1923.
  41. SAKAMURA, T., 1918. Kurze Mitteilung über die Chromosomenzahlen und die Verwandschaftsverhältnisse der Triticum-Arten.  
The Botanical Magazine published by the Tokyo Botanical Society, vol. 32
  42. SAX, K., 1918. The behavior of the chromosomes in fertilisation. Genetics vol. 3.
  43. SAX, K., 1921. Chromosome relationships in wheat. Science N. S. vol. 54.
  44. SAX, K., 1922. Sterility in wheat hybrids II. Chromosome behavior in partially sterile hybrids. Genetics vol. 7.
  45. SAX, K., 1923. The relation between chromosome number, morphological characters and rust resistance in segregates of partially sterile wheat hybrids Genetics vol 8.
  46. SCHULZ, A., 1921. Die Abstammung des Einkorns *Triticum monococcum* L. Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft zu Halle a. d. S.
  47. SCHULZ, A., 1912. *Triticum aegilopoïdes* Thaoudar  $\times$  *Triticum dicoccoïdes*. Mitt. Naturf. Ges. Halle a. d. S. Bd. 2. No. 3.
  48. SCHULZ, A., 1913. Die Geschichte der kultivierten Getreide I. Halle a. d. S. Neberts Verlag.
  49. SCHULZ, A., 1914. Ueber mittelalterliche Getreidereste aus Deutschland. Ber. d.d. bot. Ges. XXXII.
  50. SCHULZ, A., 1915. Ueber einen neuen Fund von hallstattzeitlichen Kulturpflanzen und Unkräuterresten in Mitteldeutschland. Ber. d.d. bot. Ges. XXXIII.
  51. SCHULZ, A., 1915. Ueber eine Emmerform aus Persien und einige andere Emmerformen. Ber. d.d. bot. Ges. XXXIII.
  52. SCHULZ, A., 1916. Ueber den Nacktweizen der alten Aegypter. Ber. d.d. bot. Ges. XXXIV.
  53. SCHULZ, A., 1916. Der Emmer des alten Aegyptens. Ber. d.d. bot. Ges. XXXIV.
  54. SCHULZ, A., 1916. Die Getreide der alten Aegypter. Abhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft zu Halle a. d. S. N. F. No. 5.
  55. SCHULZ, A., 1917. Ueber praehistorische Reste des Einkorns (*Triticum monococcum*) und des Spelzes aus S. Deutschland. Ber. d.d. bot. Ges. XXXV.
  56. SCHULZ, A., 1918. Beiträge zur Kenntniss der Geschichte der Spelzweizen im Altertum. Abh. Naturf. Ges. Halle a. d. S. N. F. no. 6.
  57. SCHWEINFURTH, G., 1908. Ueber die von A. Aaronsohn ausgeführten Nachforschungen nach dem wilden Emmer (*Triticum dicoccoïdes* Kcke.) Ber. d.d. bot. Ges. XXVI.
  58. SCHWEINFURTH, G., 1906. Die Entdeckung des wilden Uhrweizens in Palästina. Anales du service des Antiquités de l'Egypte. Tome VII.
  59. SIEBEN, H., 1920 Einführung in die botanische Mikrotechnik. Zweite Auflage. Gustaf Fischer Jena.

60. SOLMS—LAUBACH, H. ZU. 1899. Weizen und Tulpe und deren Geschichte.
  61. SPILLMAN, W. J., 1912. Chromosomes in wheat and rye. *Science* N. S. vol. 35.
  62. STAPP, O., 1909. The history of the Wheats. Report of the seventy-ninth meeting of the British Association for the Advancement of Science, Winnipeg.
  63. STOMPS, Th., J., 1912. Die Entstehung von *Oenothera gigas*. *Ber. d. d. bot. Ges.* XXX.
  64. STRASSBURGER, E., 1910. Chromosomenzahl. *Flora* 100.
  65. TÄCKHOLM, G., 1923. Zytologische Studien über die Gattung *Rosa*. Meddelanden från Kungl. Svenska Vetenskapsakademiens Trädgård Bergielund.
  66. TISCHLER, G., 1922. Allgemeine Pflanzenkaryologie. Handbuch der Pflanzenanatomie K. Linsbauer. Borntraeger Berlin.
  67. TSCHERMAK, E. VON, 1913. Ueber seltene Getreidebastarde. *Beiträge zur Pflanzenzucht* Heft 3.
  68. TSCHERMAK, E. VON, 1914. Die Verwertung der Bastardierung für phylogenetische Fragen in der Getreide-Gruppe. *Zeitschrift für Pflanzenzüchtung* Bd. II.
  69. VAVILOV, N. I., 1914. Immunity to fungous diseases as a physiological test in genetics and systematics, exemplified in cereals. *Journal of Genetics* vol. IV.
  70. VILMORIN, M. H., 1880. Note sur un croisement entre deux espèces de blé. *Bulletin de la Société Botanique de France*.
  71. VILMORIN, M. H., 1880. Essais de croisement entre blés différents. *Bull. Soc. Bot. de France*.
  72. VILMORIN, M. H., 1883. Expériences de croisement entre des blés différents. *Bull. Soc. Bot. de France*.
  73. VILMORIN, M. H. DE. 1888. Expériences de croisement entre des blés différents. *Bull. Soc. Bot. de France*.
  74. VILMORIN ANDRIEUX & Co. 1880. Les meilleurs blés.
  75. VILMORIN, PH. DE. 1913. Sur des hybrides anciens de *Triticum* et d'*Aegilops*. *Comptes rendus et Rapports IV Conférence Internationale de Génétique*. Paris.
  76. VILMORIN, JACQUES DE. 1921. Formes diverses, sorties du blé sauvage de Palestine (*Triticum dicoccoïdes* Körnicke). Rapports présenté au Congrès de Rouen de l'Association Française pour l'Avancement des Sciences.
  77. WINKLER, H., 1916. Ueber die experimentelle Erzeugung von Pflanzen mit Abweichenden Chromosomenzahlen. *Zeitschrift für Botanik* VIII.
  78. WINKLER, H., 1920. Verbreitung und Ursache der Parthenogenesis im Pflanzen- und Tierreiche. *Jena. Gustav Fischer*.
  79. WINGE, Ö., 1916. The Chromosomes, their numbers and general importance. *Comptes rendus des travaux du laboratoire de Carlsberg* vol. 13.
  80. ZADE, A., 1914. Serologische Studien an Leguminosen und Gramineen. *Zeitschrift für Pflanzenzüchtung*. Bd. II.
  81. ZADE, A., 1922. Die Sortenunterscheidung mit Hilfe des biologischen Eiweiszdifferenzierungsverfahren. *Beiträge zur Pflanzenzucht* Heft 5.
-

FIG. 1—21  
Onderste instelling zwart. Middeninstelling donkergrijs.  
Bovenste instelling lichtgrijs

1. *T. Spelta* L. var. *Duhamelianum* Mazz. 1020 ×  
Eerste contractie van het chromatine in de kern.
2. *T. dicoccum* Schrk. var. *rufum* Kcke. 1020 ×  
Overgang van de derde samenballing („second contraction”) naar het strepsinema.
3. *T. dicoccum* Schrk. var. *rufum* Kcke. 1020 ×  
Diakinese.
4. *T. dicoccum* Schrk. var. *rufum* Kcke. 1020 ×  
Overgang van de synapsis naar het zygonema. Dubbele draden reeds duidelijk waar te nemen.
5. *T. dicoccum* Schrk. var. *rufum* Kcke. 1020 ×  
Strepsinema.
6. *T. Spelta* L. var. *Duhamelianum* Mazz. 1020 ×  
Overgang van het strepsinema naar de diakinese.
7. *T. Spelta* L. var. *Duhamelianum* Mazz. 1020 ×  
Multipolaire spoel.
8. *T. dicoccum* Schrk. var. *rufum* Kcke. 1020 ×  
Verspreiding der gemini door de bipolaire spoel na de samenballing na de diakinese.
9. *T. dicoccum* Schrk. var. *rufum* Kcke. 1020 ×  
Anaphase der heterotype deeling op den kant gezien. In het midden zijn nog 2 verbonden chromosomen waar te nemen.
10. *T. Spelta* L. var. *Duhamelianum* Mazz. 1020 ×  
Typische interkinese. Verdeeling van het chromatine langs den kernwand. Nucleoli aanwezig. Bepaalde chromosoomverbanden nog waarneembaar.
11. *T. durum* Desf. var. *leucurum* Al. 1020 ×  
Late anaphase-groep uit één der polen gezien.
12. *T. compactum* Host var. *creticum* Mazz. 1020 ×  
Telophase der heterotype deeling. Beginnende alveolisatie.
13. *T. vulgare* Vill. var. *alborubrum* Kcke. — Geldersche risweit. 1020 ×  
Anaphase der heterotype deeling van uit één der polen gezien. (iets scheef ten opzichte van de optische as).
14. *T. vulgare* Vill. var. *albidum* Imperiaal IIa. 1020 ×  
Metaphase der heterotype deeling kort voor het eigenlijke kernplaatstadium.
15. *T. compactum* Host var. *creticum*. 1020 ×  
Stadium van de metaphase der heterotype deeling kort voor het typische kernplaatstadium. — Eenige chromosomen blijven nog achter.
16. *T. compactum* Host var. *creticum*. 1020 ×  
Anaphase-groep der heterotype deeling van uit een der polen gezien.
17. *T. vulgare* Vill. var. *albidum* Al. Imperiaal IIa. 1020 ×  
Jonge pollenkorrel. Straalsgewijze rangschikking van het protoplasma rondom de kern.
18. *T. vulgare* Vill. var. *alborubrum* Kcke. Geldersche risweit. 740 ×  
Embryozakmoedercel. Diakinese.
19. *T. Spelta* L. var. *Duhamelianum* Mazz. 1020 ×  
Twee zoojuist uiteen gevallen pollenkorrels. Straalsgewijze rangschikking van het protoplasma rondom de kern.
20. *T. vulgare* Vill. var. *alborubrum* Kcke Geldersche risweit. 740 ×  
Embryozakmoedercel in interkinese. Chromatine aan den kernwand verdeeld.
21. *T. vulgare* Vill. *erythrosperrum* Kcke. Slowaaksche landtarwe. 1020 ×  
Pollentetrad. Straalsgewijze rangschikking van het protoplasma rondom de kern. Nucleoli aanwezig.



22. *T. dicoccum* Schrk. var. rufum Kcke.  
Samenballing der gemini na diakinese.
23. *T. Spelta* L. var. Duhamelianum Mazz.  
Kernplaat der heterotype deeling op den kant gezien.
24. *T. polonicum* L. var. levissimum Hall.  
Uiteenwijkende chromosomen in de beginnende anaphase der heterotype deeling (slechts enkele chromosomen geteekend).
25. *T. dicoccum* Schrk. var. rufum Kcke.  
Begin telophase der heterotype deeling.
26. *T. dicoccoïdes* Kcke var. Aaronsohnii Percival.  
Samenballing na de interkinese.
27. *T. Spelta* L. var. Duhamelianum Mazz.  
Uiteengaan van het chromatine na samenballing na interkinese.
28. *T. Spelta* L. var. Duhamelianum Mazz.  
Kernplaatstadium der homotype deeling.
29. *T. Spelta* L. var. Duhamelianum Mazz.  
Anaphase der homotype deeling.
30. *T. Spelta* L. var. Duhamelianum Mazz.  
Telophase der homotype deeling.
31. *T. monococcum* var. flavescens Kcke.  
Kernplaat der heterotype deeling.
32. *T. dicoccum* Schrk. var. rufum Kcke.  
Kernplaat der heterotype deeling.
33. *T. dicoccum* Schrk. var. rufum Kcke.  
Anaphase-groep der heterotype deeling van uit een der polen gezien.
34. *T. vulgare* Vill. var. lutescens Al.  
Kernplaat der heterotype deeling.
35. *T. durum* Desf. var. leucurum Al.  
Kernplaat der heterotype deeling.
36. *T. polonicum* var. levissimum Hall.  
Kernplaat der heterotype deeling.
37. *T. polonicum* var. levissimum Hall.  
Anaphase-groep der heterotype deeling van uit één der polen gezien.
38. *T. vulgare* Vill. var. albidum Al. Wilhelmina.  
Kernplaat der heterotype deeling.
39. *T. dicoccoïdes* Kcke. var. Aaronsohnii Percival.  
Anaphase-groep der heterotype deeling van uit één der polen gezien.
40. *T. Spelta* L. var. Duhamelianum Mazz.  
Kernplaat der heterotype deeling.
41. *T. compactum* Host var. splendens Al.  
Kernplaat der heterotype deeling.
42. *T. turgidum* L. var. megalopolitanum Kcke.  
Twee corresponderende anaphase-groepen der heterotype deeling vanuit de polen gezien. (In één coupe gelegen):  
a. onderste instelling. b. bovenste instelling.
43. *T. vulgare* Vill. var. albidum Al. Wilhelmina.  
Twee corresponderende anaphasegroepen der heterotype deeling vanuit de polen gezien (in één coupe gelegen):  
a. onderste instelling. b. bovenste instelling.
44. *T. vulgare* Vill. var. albidum Al. Millioen II.  
Anaphasegroep der heterotype deeling van uit een der polen gezien.
45. *T. vulgare* Vill. var. albidum Al. Imperiaal IIa.  
Anaphase-groep der heterotype deeling van uit een der polen gezien.
46. *T. compactum* Host var. splendens Al.  
Twee corresponderende anaphase-groepen der heterotype deeling vanuit de polen gezien (in een coupe gelegen).  
a. onderste instelling. b. bovenste instelling.

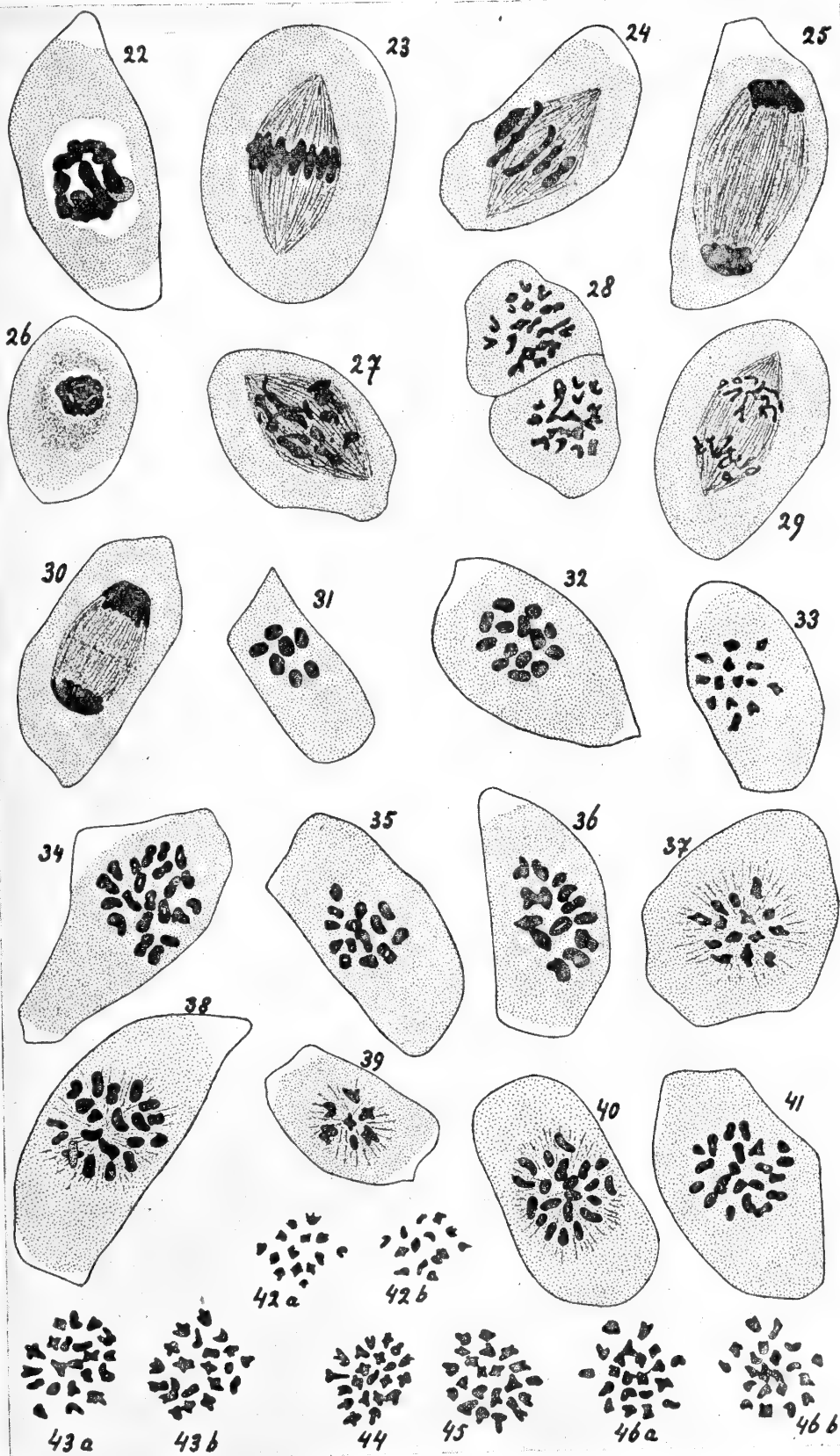
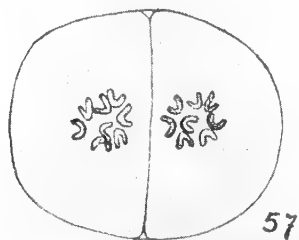
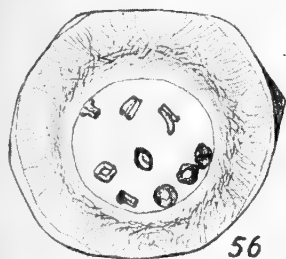
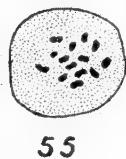
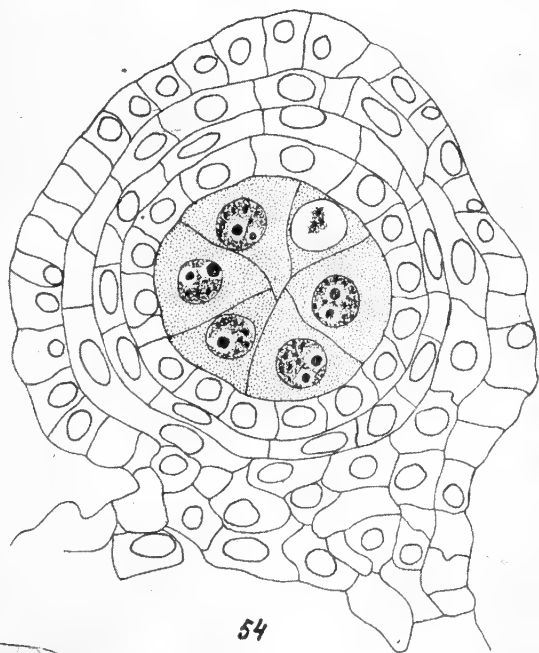
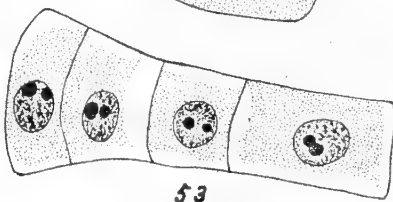
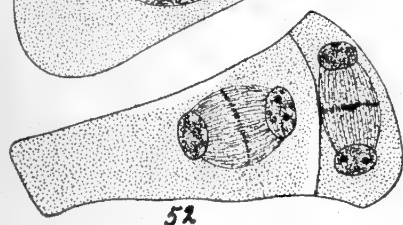
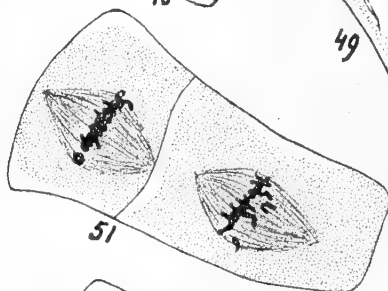
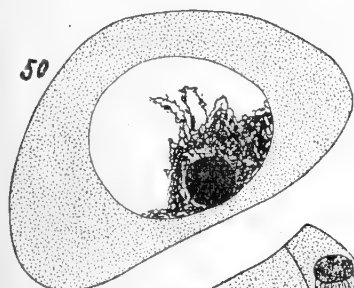
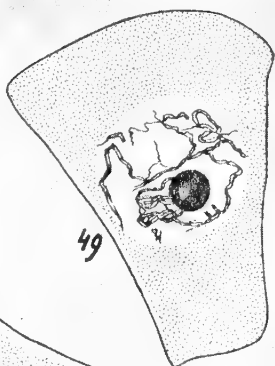
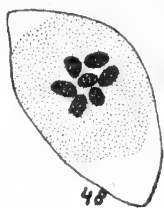
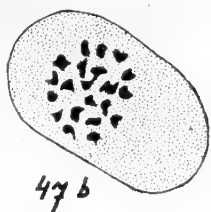
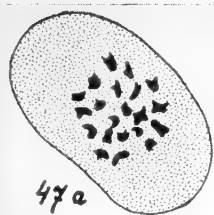


FIG. 47—57

47. *T. Spelta* L. var. *Duhamelianum* Mazz. 1020 ×  
Twee corresponderende anaphase-groepen in één doorsnede gelegen.  
*a.* onderste instelling. *b.* bovenste instelling.
48. *T. dicoccoïdes*. Kcke. var. *Aaronsohnii* Percival. 1020 ×  
Kernplaat der heterotype deeling.
49. *T. polonicum* L. var. *levissimum* Hall. 1020 ×  
Embryozakmoedercel in het zygonema-stadium.
50. *T. Spelta* L. *Duhamelianum* Mazz. 1020 ×  
Typische synapsis.
51. *T. vulgare* Vill. var. *albidum* Al. Imperiaal IIa. 740 ×  
Embryozakmoedercel in het metaphasestadium van de homotype deeling op den kant gezien.
52. *T. polonicum* L. var. *levissimum* Hall. 740 ×  
Afwijkende deeling in de embryozakmoedercel; de beide homotype deelingen rechthoekig op elkaar.
53. *T. polonicum* L. var. *levissimum* Hall. 740 ×  
Embryozaktetrade.
54. *T. monococcum* L. var. *flavescens* Kcke. 740 ×  
Microsporangium met pollenmoedercellen in rust. De pollenmoedercellen sluiten aaneen.
55. *T. durum* Desf. var. *leucurum* Al. 410 ×  
Kernplaat der heterotype deeling met de methode BELLING gefixeerd en gekleurd.
- 56 en 57. Diakinese en homotype kernplaat van *T. compactum* Host. var. *splendens* Al. aan KÖRNICKE ontleend.





336

## OVER HET ERFELIJKHEIDSMOMENT BIJ DE AANGEBOREN VERPLAATSING VAN DE PUPIL EN VAN DE LENS

door

Dr. P. J. WAARDENBURG, oogarts te Arnhem

De pupil ligt normaliter niet volkomen in het midden van de iris, maar is een klein weinig nasaalwaarts verschoven <sup>1)</sup>; de lens ligt achter de iris in een uitholling van het glasvocht (fossa patellaris), gecentreerd ten opzichte van de oogas, rondom door de zonula Zinnii aan de periferie (corpus ciliare) bevestigd. Van ectopie spreekt men als de verplaatsing opvallend is. Er is een in het oog springend verband tusschen ectopia lentis en ectopia pupillae. Volgens EHA zou een vierde van alle, volgens HESS de meeste der beschreven gevallen van ectopia lentis tevens pupilectopie, ook korectopie genoemd, bezitten. De pupil kan in allerlei richtingen in de iris verplaatst zijn; men behoeft bij een verplaatsing naar beneden daarom nog niet direct aan verband met coloboma iridis, in den zin van een onvoldoende sluiting van den oogbekerpleet te denken. Is de korectopie ongecompliceerd, dan komt ze meestal eenzijdig voor (BEST), terwijl de combinatie ectopia lentis et pupillae bijna steeds een dubbelzijdig verschijnsel is. In het laatste geval is de lens nagenoeg altijd, behoudens kleine variaties, in de tegen- gestelde richting van de pupil verschoven. Slechts in een geval van FRICKHÖFFER was de lens in dezelfde richting als de pupil verplaatst. Korectopie zoowel als lensectopie kunnen voorts òf alleen òf gecombi-

---

<sup>1)</sup> Onjuist is volgens mijn ervaring de meening van SIEMENS (Gr. Arch. f. O. 1920 Bd. 103. 359) die hij door foutief citeeren aan FUCHS ontleent, als zou de normale pupil meestal naar buiten boven verschoven zijn. Juister is die van von HIPPEL (Graefe-Saemisch IX. 63) die de normale pupil een zweempje naar binnen, binnen boven of vooral binnen beneden verplaatst vindt. FUCHS geeft de normale ligging niet aan, maar zegt dat de ectopie van de pupil het meest voorkomt naar buiten boven.

neerd bij alle mogelijke andere ooggebreken voorkomen. Er bestaan ook overgangen tusschen ectopia pupillae en iriscoloboom, aniridie en polycorie (meer dan een pupil met eigen musculatuur). Is de pupil van vorm veranderd dan spreekt men van dyscorie <sup>1)</sup>. In meerdere of mindere mate is dat steeds het geval bij flinke graden van korectopie.

De meeste aangeboren ooggebreken zijn overerfbaar, wat zich hierin uit, dat ze of familiair of hereditair voorkomen. Met hun ontstaan is dan het kiemplasma gemoeid. De erfelijke anomalieën van het oog komen meestal dubbelzijdig voor, bij uitzondering eenzijdig.

### I. ECTOPIA PUPILLAE

Aanleiding om dit artikel te schrijven was voor mij de mededeeling van PETERS, den kenner der aangeboren ooggebreken en die van SIEMENS, die een uitvoerige studie geschreven heeft over de aetiologie van de ectopia lentis et pupillae, dat hun regelrechte erfelijkheid van zuivere korectopie onbekend is, althans nergens in de litteratuur vermeld wordt. Slechts eens is een naar beneden gerichte ellipsvormige pupil bij vader en dochter beschreven door VON GRAEFE, en dan nog wel eenzijdig.

Ik ben derhalve in de gelegenheid geweest een belangrijke waarne-  
ming te doen, doordat ik te Arnhem een familie op het spoor ben ge-  
komen, waarin 15 (misschien 17) personen, over 4 geslachten verdeeld,  
behept waren met ongecompliceerde pupilverplaatsing, en wel dubbel-  
zijdig. De stamboom, die hiernevens gepubliceerd wordt, is dus de eer-  
ste van dien aard (fig. I). Blijkbaar is in mijn geval de aandoening do-  
minant en op grond van de getalverhoudingen een enkelvoudig ken-  
merk. De sexe is niet van invloed, want 6 (misschien 7) van de 14 man-  
nelijke en 8 (misschien 9) van de 18 vrouwelijke gezinsleden bezitten de  
eigenschap (behalve de stammoeder). In de gezinnen, waarvan ik het  
aantal leden ken, is de verhouding der normale tot die der abnormale  
personen 18 : 14 (waarschijnlijk 16 : 16). Wie het kenmerk zelf niet  
bezit, draagt het ook niet over. Uit het gedeelte van den stamboom,  
waar de directe erfelijkheid zichtbaar is, zijn 34 leden persoonlijk door

---

<sup>1)</sup> In extremen vorm komen zelfs spleetvormige pupillen voor (TAMAMSCHIEFF, MAAS, SEYDEL, AXENFELD, BÜRSTENBINDER, CHODIN, ABELSDORFF en NIEDER-EGGER, litteratuuropgave bij de beide laatsten). Litteratuur over polycorie bij BERGMEISTER (Z. f. A. 51. 82).

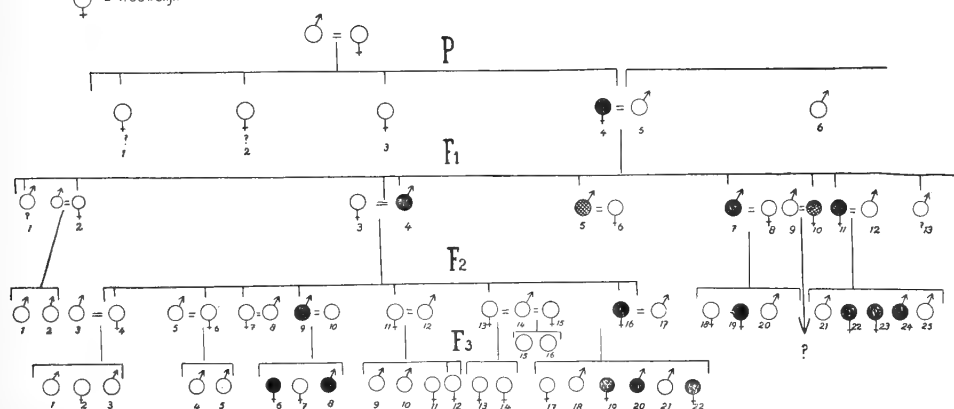
mij onderzocht. Vóór ik tot een meer gedetailleerde beschrijving overga wil ik enkele opmerkingen maken over de *fluctueerende variabiliteitsverschijnselen* van het kenmerk.

In de eerste plaats de *intensiteit* der verplaatsing. Deze was niet vol-

### F.I. Ectopia pupillae.

Verklaring der teekens

- = Normaal
- = Ectopie
- ◐ = waarschijnlijk Ectopie
- ♂ = Mannelijk
- ♀ = Vrouwelijk



maakt dezelfde: er waren verschillende gradaties; de lichtste gevallen zijn F<sub>1</sub>4, F<sub>1</sub>11, F<sub>2</sub>19, F<sub>3</sub>6 en F<sub>3</sub>19 (Fig. II en III). Hier was de pupil naar de pupil verplaatst en een klein tikje omhoog, de sfincter pupillae was rondom goed ontwikkeld en perifeer van de pupil bestond rondom hetzelfde irisweefsel, natuurlijk met een opmerkelijk breedteverschil.

Fig. II. *Sigging van normale pupillen*

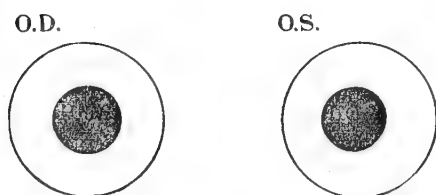
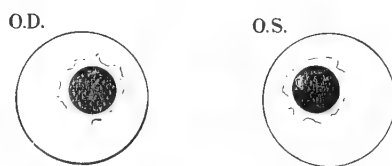


Fig. III. *Lichtste geval van ectopia pupillae uit den stamboom*



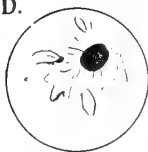
Dan volgen F<sub>2</sub>22, F<sub>2</sub>23 en F<sub>2</sub>24, F<sub>3</sub>20 en F<sub>3</sub>22 bij wie de verplaatsing in dezelfde richting sterker was en aan het smalle irisgedeelte veranderingen opvielen. Nog meer in 't oog springend waren F<sub>2</sub>16 en F<sub>3</sub>8 (Fig. IV) en de sterkste afwijking bood F<sub>2</sub>9 (Fig. V). Het maakte den indruk of

de richting der verplaatsing in deze familie erfelijk bepaald was nl. naar binnen boven, bij de lichtste gevallen viel echter de bovenwaartsche verplaatsing het minst op. Bij  $F_322$  stond de linkerpupil hooger dan de rechter.

Ten tweede de *bijkomende verschijnselen*. In 't algemeen kon men hier spreken van een ongecompliceerde ectopia pupillae. Toch waren de

Fig. IV. Middelmatige sterktegraad

O.D.



O.S.

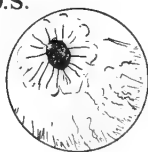


Fig. V. Meest extreme variant

O.D.



O.S.



resten van een membrana pupillaris persistens in deze familie sterker dan bij normale personen. De individuen verschilden onderling in intensiteit, wat betreft de stervormige gepigmenteerde resten op de voorste lenskapsel. Bij  $F_29$  kwam ook tegen de achterste lenskapsel pigment voor. De iris verschilde in kleur, mitsdien ook in structuur. Als niet behoorend tot de bijverschijnselen der korectopie moet genoemd worden de bij de drie kinderen  $F_36$ , 7 en 8 uit hetzelfde gezin gevonden vóór de iris vlak naast de pupil gelegen grootendeels vrije opgewipte streng, die men voor den circulus arteriorus minor zou kunnen aanzien, want ook een kind zonder korectopie had deze. Wel was opvallend bij twee kinderen met ectopia pupillae ( $F_36$  en 8) de aanwezigheid van multiple iriswratten (verrucae) in de peripupillaire zone. Dan waren er verder ook bij de verschillende individuen meer of minder sterke structuurveranderingen in het smalle irisdeel. Het klinkt wat mat, wanneer BEST zegt, dat de sphincter voorhanden is, het kwam mij voor, dat die bijzonder sterk ontwikkeld is in deze oogen: de pupilreflexen op licht zijn nl. zeer levendig en krachtig. De peripupillaire zone was in nagenoeg alle korectopieoogen in meerdere of mindere mate kegelvormig promineerend. De pupil wier wijdte natuurlijk individueel door tal van factoren varieert, was bij de sterkste graden van het gebrek bijzonder nauw.

De lens leek mij voor zoover ik kon nagaan normaal, behalve op het rechter oog van  $F_39$ , waar de rand in geringe mate colobomateus was.

De corneae hadden normale schijf grootte behalve wederom bij  $F_39$ , waar ze aan den kleinen kant waren (microcornea), maar niet tevens de

daarbij voorkomende sterke hoornvliesrefractie boven 45D, maar meer den allerlichtsten vorm van het door FRIEDE afgebakende beeld van de *cornea plana* te zien gaven (39 D). Om het zoo algemeen mogelijk te zeggen: er bestaat correlatie tusschen verplaatsing van de pupil, pupilwijdte, structuurveranderingen in de iris en versterkte ontwikkeling of verminderde resorptie van de pupil- en lenskapselmembranen. Wat deze correlatie materieel inhoudt, daarover kan ik mij niet met zekerheid uitlaten, waarschijnlijk ligt aan deze verschijnselen één oorzaak ten grondslag, die in ernstige gevallen ook secundair invloed uitoefent op den vorm van lens en hoornvlies (zie later). Overigens treft ons juist in deze familie weer de *alternatieve erfelijkheid volgens de regels van MENDEL*.

Want, hoezeer de iris ook structuurveranderingen vertoont, wat zich voornamelijk uit in een kegelvormig toegespitste annulus minor en geslingerde kurketrekkervormige vaatjes, er is toch geen direct verband tusschen de iriskleur en de korectopie. Van 14 personen hadden 5 een iris met grijze, respect. violet-grijze periferie en meer of minder smal bruin aureool om de pupil ( $F_{14}$ ,  $F_{29}$   $F_{216}$   $F_{36}$  en  $F_{319}$ ), twee een breed donkerbruin aureool met ook eenige bruinkleuring in de periferie ( $F_{15}$ ,  $F_{224}$ ), drie geheel donkerbruine oogen ( $F_{111}$ ,  $F_{223}$  en  $F_{38}$ ), één donkergrijze oogen ( $F_{322}$ ) en één zuiver blauwe oogen ( $F_{320}$ );  $F_{219}$  had grijze en  $F_{222}$  grijsgroene oogen.

Zouden verder vader en zoon ( $F_{14}$  en  $F_{29}$ ) den indruk wekken, dat het astigmatisme correlatief verbonden is met de korectopie, dit wordt weer ontzenuwd doordat van de 3 kinderen van  $F_{29}$  die met korectopie geen astigmatisme hadden en het kind met normaal gelegen pupillen wel astigmatisme, evenals de normale zusters  $F_{26}$  en  $F_{211}$ .

Evenmin schijnt een verband te bestaan tusschen de refractie van de oppervlakte van het hoornvlies en de korectopie: bij vier personen met korectopie vond ik resp. 39 D (vader) 41.8 en 44.5 D (twee kinderen) en 42.8 D (zuster van vader).

Men mag de korectopie in deze familie ook hierom ongecompliceerd noemen, omdat de gezichtsscherpte na correctie van eventuele brekingsafwijkingen niet minder was dan verwacht mocht worden, mede bij sommigen in aanmerking genomen het excentrische lensdeel, dat gebruikt werd. Alleen bij  $F_{216}$  was de visus op het rechteroog onvoldoende.

Andere congenitale anomalieën van het oog of van verdere organen kwamen in deze familie niet voor.

Om mijn opmerkingen te kunnen staven laat ik thans een overzicht volgen van de door mij gevonden gegevens bij de verschillende individuen.

Hoogstwaarschijnlijk is de afwijking in dezen stamboom afkomstig van de stammoeder  $P_4$ .

Daar deze niet meer in leven was, moest ik mij behelpen met een klein portret en een vergroote copie (teekening) daarnaar. De teekenaar was in zooverre natuurgetrouw te werk gegaan, dat zoowel op het portret als op de copie de linkerpupil flink nasaalwaarts verschoven was, het rechteroog was op het portret wazig en mitsdien had de teekenaar, zijn natuurlijke fantasie volgend, hier een prachtige ronde pupil in het midden van het oog geteekend, zooals hij dat bij andere vergrootingen van familieportretten ook gedaan had.

Deze stammoeder heeft 8 kinderen gehad, waarvan de zoons  $F_{11}$  op 23-jarigen en  $F_{13}$  op 14-jarigen leeftijd zijn overleden. Waarschijnlijk hebben 3 zoons (2 zeker) en 2 dochters (één zeker) korectopie. Dat hier eenige twijfel bleef komt doordat ik mij bij sommigen met familieportretten moest behelpen.

Van  $F_{15}$ , die vóór ongeveer 6 jaar kinderloos overleed, hoorde ik, dat hij een eigenaardige oogopslag had en meende ik uit een portret op te mogen maken, dat hij de afwijking vertoonde; eveneens leek mij dit waarschijnlijk naar het portret bij zijn zuster ( $F_{10}$ ).

Zeker is het, dat bij  $F_{17}$ , die grijze oogen met bruine trabekulaire pupilring bezat, excentrische pupillen nasaalwaarts gelegen waren; ik vond deze ook bij diens 24-jarige dochter  $F_{219}$ , die grijze oogen had. Dit gezin woont te Zevenaar, de man is thans overleden, de vrouw, 60 jaar oud heeft grijze oogen, de oudste dochter 26 jaar oud, blauwe oogen, de eenige zoon, 21 jaar oud, grijze oogen met olijfbroine trabekels en irisring. Vader en dochter hadden een lichten graad van korectopie; het irisdeel nasaal van de pupil was iets minder dan half zoo breed als het temporale irisdeel.

De zuster  $F_{11}$  van  $F_{15}$  en  $F_{17}$  kon ik evenmin persoonlijk onderzoeken als haar kinderen  $F_{21}-25$ , daar zij elders woonachtig zijn. Op mijn navraag schreven zij mij zeer nauwkeurig de ligging der pupillen en noemden daarvoor uit eigen beweging een lichte verplaatsing naar binnen boven. Van  $F_{11}$  werd gemeld, dat dit alleen rechts het geval was. Als dit zoo is zou zij de eenige uitzondering op den regel der dubbelzijdigheid vormen.



F<sub>14</sub>, de stamvader van de Arnhemsche familietak, 70 jaar oud, heeft links nasaalopwaartsche verplaatsing van de pupil, de iriskleur is grijs met een smallen bruinen annulus minor, hij heeft maculae corneae, onregelmatig astigmatisme. Refractie Hm. 5 D = Ash. 2 D. Gezichtsscherpte  $\frac{3}{20}$  na correctie. Het rechteroog vertoont een reactielooze wijde pupil, een atrophische iris, die grijs is en wazig van relief en een hypermature cataract met licht strabismus divergens.

Diens vrouw (F<sub>13</sub>), 75 jaar oud, heeft beiderzijds voortschrijdende lenstroebeling en astigmatisme. Refractie L. oog Hyperm. 2<sup>5</sup> D  $\subset$  Astigm. hyperm. 1 D 10° nasaal. Gezichtsscherpte na correctie  $\frac{3}{10}$ . Refractie R.-oog Hypermetr. 2<sup>5</sup> D = Astigm. hyperm. 1,5 D 15° nasaal. Gezichtsscherpte na correctie  $\frac{3}{8}$ . Iriskleur grijs met gele circ. art. minor.

De zoon F<sub>29</sub>, 38 jaar oud, die de sterkste afwijking van den geheelen stamboom vertoont, heeft beiderzijds kleine lichtovaalronde pupillen van 2<sup>25</sup> bij 2<sup>75</sup> mM. (Zie fig. V), welke nasaal 30° boven den horizontalen meridiaan gelegen zijn, links 1 mM., rechts 0,5 mM. van den hoornvliesrand verwijderd. De linker pupil ligt een tikje hoger dan de rechter. De sphincters voeren krachtige lichtreacties uit. De pupillen zijn omgeven door een breeden annulus minor, die radiair geplooid is, bruin van kleur is onder den sclerarand verdwijnt; perifeer heeft de iris meer een kleur tusschen staalgrijs en violet, het stroma is radiair gebouwd, enkele opliggende bloedvaten zijn duidelijk zichtbaar in hun adventitiae. De corneae zijn aan den kleinen kant (links 10,75 mM. hor. bij 10 mM. vert.; rechts 10 mM. hor. bij 9,75 mM. vert.). Een eigenlijke limbus ontbreekt; de sclerae gaan met scherpe witte randen in de corneae over. De voorste oogkamers zijn ondiep. De hoornvliesbreking bedraagt beiderzijds 39 D, de corneae zijn dus aan den vlakken kant. Refractie L.-oog Hyperm. 2 D = Astigm. hyperm. 3 D 15 à 20° temporaal. Gezichtsscherpte na correctie  $\frac{3}{6}$ . Refractie R.-oog Hyperm. 1,5 D  $\subset$  Astigm. hyperm. 3,5 D 15° temporaal. Gezichtsscherpte na corr.  $\frac{3}{6}$ . Het rechteroog bezit, zoowel op de voorste als achterste lenskapsel veel bruin pigment, vooral in het nasale deel als stervormige plekje met streepige en straalvormige uitloopers.

Een onderzoek met de spleetkamp leverde de volgende bijzonderheden op: De overgang van sclera in cornea doet zich voor als een smalle melkwitachtige zone, die aan de scleraalzijde diffuus is en in

dichtheid afneemt en een meer gesprenkeld karakter aanneemt; daarbij reikt het transparante hoornvliesdeel over het doffe overgangsdeel, dat zich geleidelijk van voren buiten naar achteren binnen, in de diepere corneadeelen verliest. De geheele zone is echter uiterst smal en alleen ter hoogte van het nasale deel van de pupil wat breeder. De sclera omgrijpt de voorste oogkamer ver naar voren.

Bij pupilverwijding r.-oog (na  $\pm$  een half uur is de pupil zoover ovaal verwijd, dat het temporale deel ongeveer tegenover het midden van de cornea ligt) wordt de nasale lensrand zichtbaar en blijkt deze ietwat colobomateus te zijn d. w. z. licht komvormig uitgehold; enkele zonulavezels zijn zichtbaar, waartusschen een hiaat; zij verlopen naar den achterwand van de lens. De nasale pupilrand draagt een draadje dat van den rand vrij naar de voorste oogkamer ombuigt, een pigmentkorrel bevat, en zich weer in de iris verliest. De sterke radiairgeplooide stromalaag van het terrein van den annulus minor verwijderd zich nasaal na midriasis iets van den pupilzoom en schijnt tegen de sclera gedrukt of er mee vergroeid, een klein driehoekig gedeelte van de kleurloze iris onderlaag naast de pupil zichtbaar latend. Blijkbaar bevat hier het epitheel blad geen pigment want dit driehoekig gedeelte, dat pupilwaarts gekarteld of ingekerfd is, is niet donkerbruin maar matwit. Een eigenaardigheid van de geheele pupilzoom is, dat ze plomp is en grof onregelmatig gekarteld, en alleen van boven en temporaal zichtbaar en dat stromavezels er als klauwen hier en daar op rusten. De geheele iris maakt een eigenaardig gerekten indruk, het is of sommige onderdeelen plomper en massiever zijn; dit komt vooral uit in het terrein van den annulus minor, die als zoodanig niet te herkennen is en niet glooiend naar de pupil afloopt maar a. h. w. snuitvormig naar voren springt. De meeste schrijvers noemen de iriskleur bij veel gevallen van korectopie vuil (schmutsig); ik kan mij daarbij in dit geval neerleggen, heb echter boven het kleurtype genoemd; het ontstaat hierdoor, dat grijze trabekels en vaten tegen een violetbruinen onderlaag liggen, die hier en daar doorschemert. De periferie van het breede irisdeel is bij mijn patient niet dik, rechts maakt ze een uitgerekten indruk zooals in de oogen met pilocarpinemosiis, links blijven de vaten gekronkeld — een promineert zelfs vrij — de iris is slap fluweelig, schommelend bij oogbewegingen, en bezit rechts geen, na midriasis enkele circulaire voren, die links ook zonder pupilverwijding ondiep te zien zijn.

In beide oogen zijn aanduidingen van verrucae, en komen vrije pigmentkorrels voor, links vooral in enkele radiaire voren bij de pupil, rechts meer beneden in de periferie. De diepere stromalaag, die op het pigmentblad rust is beiderzijds onregelmatig, kratervormig van structuur, d. w. z. vertoont een vlechtwerk van riggels.

De lenzen zijn aan de randen opalescenter dan normale lenzen. De linkerlens is onder de pupil nasaal plaatselijk met pigment bedekt, en vertoont zoowel voor als achter veel schorsobscuraties, klein, rond en grillig. Bij de rechterlens blijkt met de spleetlamp, dat ongeveer  $\frac{1}{3}$  deel van de achterzijde nl. nasaal tegenover de pupil a. h. w. bezaaid is met pigmentkorrels en -sterretjes; naar het midden neemt de intensiteit geleidelijk af, maar ook daar treft men nog af en toe pigmentkorrels aan tot bij het centrum. Op de voorvlakte van de lens liggen de talloze driehoekige en polyedrische stipjes van uitloopers voorzien, geïsoleerd of aan ketens hoofdzakelijk radiaal van temporaalbeneden naar nasaal boven gericht. Ook in de linker pupil zijn zonulavezels te zien. Het glasvocht vertoont beiderzijds bewegelijke troebelingen, niet opvallend afwijkend van de normale structuur. De fundus biedt geen bijzonderheden rechts of links; hij is middelmatig sterk gepigmenteerd. De visus stijgt rechts van  $\frac{3}{6}$  tot  $\frac{4}{6}$  na pupilverwijding en correctie, en links van  $\frac{3}{6}$  tot  $\frac{5}{6}$ .

Van zijn 3 kinderen heeft het oudste meisje ( $F_36$ ) van 9 jaar dezelfde oogkleur als de vader (bruin aureool met grijze periferie) en resten van een persisterend pupilvlies in den vorm van draadjes, die van den kleinen irisring afhangen en pigmentstippels op de lenskapsel. Nasaalwaartsche verplaatsing der pupillen. Peripupillair veel verrucae iridis, temporaal dikke in de voorste oogkamer plaatselijk vrij promineerende strengvormige circ. art. min. langs pupil. Totale refractie Emmetropie Cornearefr. 41.8 D.

Het tweede meisje ( $F_37$ ) van 6 jaar heeft normale oogen met donkerbruine irides evenals de moeder. Lenskapsel zeer geringe pigmentresten. Geen verrucae. Refr. O.S. Ash. 2, O.D. Ash. 2,5.

Het zoontje ( $F_38$ ) van bijna 4 jaar heeft kleine ovaalronde pupillen in denzelfden irissector als de vader doch minder dicht bij den hoornvliesrand. De iriskleur is over het geheel donkerder dan die van den vader, meer diffuus bruin maar lichter dan die van de moeder. Lenskapsel sterke pigmentresten. Multiple peripupillaire verrucae. Strengvormig langs pupil promineerende circ. art. min.

De peripupillaire zone is bij vader en kinderen kelkvormig promi-neerend.

Een zuster van den vader, 32 jaar oud ( $F_216$ ), heeft 6 kinderen, waarvan 3 met korectopie en 3 met normale oogen. Haar eigen pupillen liggen nasaal excentrisch in denzelfden irissector doch weer iets minder dicht bij den hoornvliesrand nl. zoo, dat nasaal nog ruim  $\frac{1}{4}$ , temporaal bijna  $\frac{3}{4}$  van de irisbreedte zichtbaar is. De lenskapsels hebben beiderzijds een pigmentpunt. De kleine iriskring is niet bijzonder kelkvormig gewelfd, de iriskleur is ongeveer gelijk aan die van haar broer. d. w. z. perifeer donkere cryptenzoom, intermediair grijs en peripupillair een bruin, radiair ingekerfd aureool. Deze aureoolvormige bruine ring reikt nasaal tot aan den hoornvliesrand (Fig. IV). De fundus is vrij donker gepigmenteerd. De corneoscleraalgrens is scherp. De hoornvliesrefractie is beiderzijds 42.8 D. De totale refractie O.S. Hyperm 3 D = Ash 0,5 D hor. Vis. na Corr.  $\frac{6}{10}$ . O.D.  $\frac{2}{10}$  Hyperm. 1,5 D = Ash. 0,5 hor. vis na corr.  $\frac{2}{10}$ .

Met den spleetlamp bleken enkele zeer teere ronde, ovale en streepvormige obscuraties aanwezig te zijn in de voorste en achterste schors van beide lenzen. In verband met de door leerlingen van VOGT aangetoonde congenitale obscuraties van veel zoogen. normale personen mag hieraan geen bijzondere beteekenis gehecht worden.

De pigmentzoom was mager ontwikkeld en bezat plaatselijk hobbelige onregelmatigheden. Peripupillair bevonden zich in beide irides wratten, hoofdzakelijk nasaal en beneden. Opvallend was een uitgebreide afzetting van vrij pigment in de voorste grenslaag; glaucoom was niet aanwezig. Het temporale irisdeel bezat beiderzijds 5 concentrische contractiegroeven, nasaal waren geen groeven aanwezig. Het stromaweefsel was kurketrekkervormig, de gekronkelde vaten waren nu en dan als roode streepjes zichtbaar.

Haar man ( $F_217$ ) heeft grijze oogen met licht olijfbuin peripupillair kransje. De drie normale kinderen ( $F_317$ , 18 en 21) een meisje en twee jongens hebben blauwe oogen. Van de kinderen met ectopia pupillae heeft het meisje van 3 jaar een bruin aureool in de iris ( $F_319$ ), de daarop volgende jongen van 2 jaar blauwe oogen ( $F_320$ ) en het jongste kind van 4 weken donkergrijze oogen, die den indruk wekken of ze bruin zullen worden ( $F_322$ ).

Het gezin F<sub>2</sub>11, 12 en F<sub>3</sub>9—12 is voor mij door hun huisarts onderzocht en normaal bevonden, de vrouw heb ik zelf onderzocht.

In deze familie treedt aan den dag, hoe geringe graden van korectopie, als casuistische verschijnselen zeker onbelangrijk zouden gevonden worden, wanneer ze niet in verband werden gezien met de geheele familie. Zodoende is ook het groote onderscheid over de frequentie in de litteratuur te begrijpen, de een telt de lichte graden mee, de ander alleen extreme gevallen, waartusschen de grens vrij willekeurig is.

Volgens DAMIANOS is de meest voorkomende richting der pupilectopie, die naar boven buiten (35,2 % der gevallen); dan komt die naar boven binnen met 13,6 % en die naar beneden buiten met 13,6 %; alle andere richtingen zijn minder frequent. Waar in de door mij beschreven familie de richting naar boven binnen in nagenoeg 100 % der behepte individuen voorkomt, mogen wij die dus voor erfelijk bepaald houden.

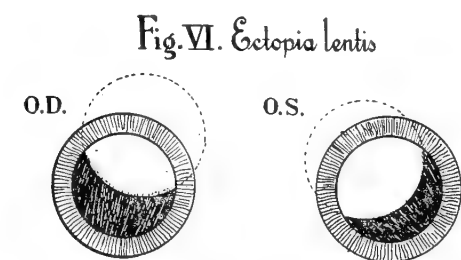
## II. ECTOPIA LENTIS CONGENITA

De ongecompliceerde lensectopie, die zelden voorkomt is bekend doordat ze betrekkelijk vaak als erfelijk verschijnsel is waargenomen en wel meestal dominant, bijv. gevallen van EHA (vader, zoon en dochter) WILLIAMS (id.) ADAMS (moeder en zeven kinderen, twee verdere kinderen normaal) STARKEY (moeder en zeven kinderen) CHARLES (vader en twee kinderen) MULES (vader en tien kinderen) KEYSER (moeder en vier kinderen doffe geschrompelde lenzen) BRESGEN (moeder met alle zes kinderen, zuster van moeder, zoon van moeders broer) TERRIEN en HUBERT (grootmoeder, moeder, dochter) WORDSWORTH (moeder, twee zoons, drie kleinzons) PARKE (drie geslachten) BAILLART en DEHENNE (4 geslachten) MORTON (10 personen in 5 geslachten), MARLOW, WORTH (ieder 5 geslachten) SPIECE (moeder, drie van de zes kinderen, oom, tante met haar zoon) BAHR (3 geslachten met zes personen: man met zoon, broer, nicht met twee zoons, tevens met coloboom van de lens) GRIFFIN-LEWIS (drie geslachten) en misschien nog zeer enkele meer. Verscheidene van deze gevallen zijn reeds door SIEMENS verzameld, ik heb ze alleen gecompleteerd. Onder de gepubliceerde gevallen pleiten voor recessieve erfelijkheid alleen die van PATON, waarbij broer en zuster gebrekkig gevormde lenzen hadden en van BARRETTO en SOUS, die ieder twee broers en zusters vermelden.

Daarom zijn drie door mij gedane waarnemingen de moeite van het beschrijven wel waard: in geen van deze gevallen bestond nl. directe erfelijkheid. Sceptici zouden zelfs de erfelijkheid in mijn beide eerste gevallen geheel intwijfel kunnen trekken, omdat ze geïsoleerd zijn, dus niet-familiair, ware het niet, dat eenige belangrijke argumenten kunnen aangevoerd worden, die ervoor pleiten, dat de primaire oorzaak in den kiem te zoeken is. Maar, afgezien daarvan, wil ik niet in de fout vervallen van vele publicisten om alleen die gevallen te vermelden, waarbij meer leden eener familie waren aangetast, we krijgen daardoor een kunstmatige eenzijdige selectie van het materiaal en worden over de frequentie van het gebrek verkeerd ingelicht.

Het eerste geval van *ectopia lentis congenita uncomplicata* betreft een jongetje, thans 8 jaar oud, het vierde kind uit een gezin van vijf kinderen. Voor een oorzaak in het kiemplasma pleit het feit, dat de *ouders bloedverwant* zijn. De grootvader van de vrouw is nl. een broer van de grootmoeder van den man, de moeder van den man was een volle nicht van den vader van de vrouw, de ouders van het jongetje

zijn dus zelf achterneef en nicht. Is het kenmerk monogeen en recessief, dan is te verwachten dat het bij  $\frac{1}{4}$  van hun kinderen te voorschijn treedt, een van de vier jongens heeft het en waar de sexeverhouding in het gezin reeds niet



beantwoordt aan de te stellen verwachting volgens de Mendelregels, mogen wij tevreden zijn over het eene kind en er niets strijdigs inzien, dat hij voorloopig alleen staat met zijn gebrek.

Het onderzoek leverde het volgende op: April 1920: opalizerende bolle ietwat verkleinde lenzen lagen beiderzijds boven binnen in het oog (Fig. VI). De iriskleur is grijs met gele circ. art. minor, er is iridodonesis, de linker pupil is een tikje wijder dan de rechter (resp. 5 en 4,5 mM.) ze liggen goed gecentreerd. Na midriasis blijkt dat het lenslooze gedeelte van het oog een refractie heeft van  $\pm$  Ht 10 D. De lenzen liggen zoo hoog, dat reeds bij matige pupilverwijding een groot deel van den onderrand zichtbaar is. De lens is bewegelijk, spiegelende in het directe beeld door de lens heen moest sph-18 gebruikt worden om details van den fundus te kunnen waarnemen. Het was terstond duidelijk, dat het voor den jongen gewenscht was

voortaan practisch het aphake deel van het oog te gebruiken en daartoe werden de noodige voorschriften gegeven.

Oct. 1922, was de refractie toegenomen, d. w. z. het lenslooze deel van het l.-oog was Ht 7 D, rechts Ht 8 D. De papillen bleven daarbij normaal. Met de spleetlamp zijn zeer veel uiterst fijne zonulavezels te zien, die in hoofdzaak gericht zijn van temporaal beneden naar nasaal boven en zich in de voorste lenskapsel verliezen vlak bij den aequator; naar de periferie convergeeren de vezels, aan de lens gaan ze waaivormig uiteen. Enkele vezels loopen in het linkeroog van nasaal beneden naar temporaal boven en gaan over in de achterste lenskapsel, in het rechter oog hebben de achtervezels dezelfde richting als de voorste nl. van temporaal beneden naar nasaal boven naar den achtersten lenskapsel. In het glasvocht komen bewegelijke onregelmatige teere troebelingen voor (flarden of membranen). De gezichtsscherpte wordt er niet door belemmerd, ze is na corr. door het lenslooze deel  $\frac{5}{10}$ . Er is geen astigmatisme.

Het tweede geval heeft betrekking op een thans 18-jarigen jongen, die een oudere broer en een jonger zusje heeft. Het laatste is zwakzinnig à idioot. Mijn patient heeft een uitgesproken habitus asthenicus en is verleden jaar gaan lijden aan t. b. c. pulmonum. Hij is buitengewoon lang, slap en mager en zijn ouders, die klein zijn, een paar hoofd over het hoofd gegroeid. De combinatie van constitutioneele en aangeboren lichamelijke en geestelijke gebreken in dit gezin, gevoegd bij het feit, dat de vader europeaan en de moeder indo is, doet de vraag rijzen of deze *raskruising* nadeelige gevolgen heeft opgeleverd, maakt althans een oorzaak in het kiemplasma zeer waarschijnlijk.

De vader heeft grijze oogen met verspreid gelig pigment, de moeder, donkere diffuus-bruine oogen; de jongen eveneens diffuus bruine irides, iridodonesis, in annulus major zonder teekening, zeemleerachtig, in annulus minor min of meer radiaal, op de grens der annuli enkele krypten en een lichte aanduiding van trabekels, een circulus arteriosus minor ontbreekt en daarmee een scherpe scheiding tusschen de annuli, die bovendien opgeheven wordt, doordat de annulus minor niet steil afloopt. De pupillen liggen goed gecentreerd. In beide oogen zijn de kleine, sterk opalescente lenzen naar rechts boven gesubluxeerd, dus in het rechter oog iets buiten-, in het linker oog iets binnenwaarts. Bij blik naar beneden zijn de onderranden zichtbaar. De rechterlens ligt hoger dan de linker. De jongen kijkt

blijkbaar door de lens van het linker oog: hij ziet met Sph.  $-16\frac{3}{12}$  thans Sph.  $-19$  Javal 1.5 D  $20^\circ$  temp., het rechter oog staat sterk divergent, met Sph.  $-22$  wordt met moeite  $\frac{1}{24}$  gezien, de figuren verdwijnen telkens Javal 0.75 D  $20^\circ$  temp. De hoornvliesrefractie is in den horizontalen meridiaan links 39,4 D, rechts 39.3 D. Op het spreekuur was ik niet in staat de pupillen behoorlijk te verwijden; na 3 dagen lang  $4 \times d$  te zijn ingedruppeld met atropine, was de rechter pupil 5 à 5,5 mM, de linker 4,5 mM. Spleetlamponderzoek bracht aan het licht dat de onderrand van de rechter lens gaafrond was ongeveer tegenover het midden van het hoornvlies gelegen en dat zeer veel uiterst fijne zonulavezels van de voorvlakte van de lens parallel of nagenoeg parallel schuin nasaal naar beneden achter de iris verdwijnen; tusschen deze vezels bevinden zich aan den aequator lentis en ook meer perifeer fijne corpuscula (gekrulde vezeltjes en vlokjes). De onderrand van de linker lens is zeer onregelmatig en vertoont twee colobomen (Fig. VII).

De zonulavezels zijn talrijk en fijn en verlopen in dezelfde richting als die van het rechter oog, zij dragen dezelfde corpuscula die hier tevens lichtgepigmenteerd zijn.

Fig. VII. Ectopia lentis, microphakia met linkszijdig lenscoloboom



Daar het rechter oog in het aphake gedeelte een  $H_t = 2$  D bezat heb ik een poging gedaan om de lens uit dit oog te verwijderen. Bij de lineaire extractie van de door puncties gezwollen lensvlokken gedroeg de jongen zich zeer lastig en kon ik leeren, dat het glasvocht volmaakt vloeibaar was, door het oog inviel zonder dat men zag, dat glasvocht voor den dag kwam. Het oog had den volgenden dag weer den normalen vorm, de overgebleven lensresten zijn later spontaan geresorbeerd, maar na eenige maanden was een ablatio retinae ontstaan hoewel de lichtprojectie vlak na de operaties normaal gebleven was. Nu na een jaar is de status quo ante.

Tenslotte kwam nog onder mijn behandeling een gezin waarin ik twee gevallen van ectopia lentis congenita aantrof.

Hier moge de beschrijving van het gezin volgen:

De vader is niet meer in leven, moet goede oogen gehad hebben, de moeder thans 47 jaar, is het eenig kind uit een huwelijk van nicht en neef. Haar moeder was op haar beurt eveneens kind van



neef en nicht. Toch kwamen noch bij haar noch bij het voorgeslacht oogafwijkingen voor. De toestand der oogen is als volgt: dwarse diameter corneae 11.5 mM. oppervlaktebreking van de hoornvliezen 44.7 D, links geen astigmatisme, rechts 0,75 vert. Gezichtsscherpte links met C + 0.5 hor  $\frac{5}{5}$  f, rechts met S + 0.5  $\frac{5}{5}$  f. Iriskleur grijs met eenig geel pigment tegen annulus minor. Fijne obsc. lentis punct. Papillen nagenoeg geen excavatie,

de oudste, een zoon van 22 jaar, heeft O.S. gezichtsscherpte  $\frac{5}{5}$  Hyperm. 0,25 D. O.D. Gez.  $\frac{5}{8}$ r, met cyl. -0.5 D hor.  $\frac{5}{5}$ . oppervlaktebreking der hoornvliezen O.D.S. 42.7 D. Iriskleur: grijs met een smalle gele zigzaglijn buiten de pupil, waartegen hier en daar een oranje naevus perifeer gelegen is terwijl geheel aan den buitenomtrek van de iris gele vlekjes en enkele bruine naevi gerangschikt zijn. De papillen zijn normaal, zonder physiologische excavatie.

de tweede, een dochter van 20 jaar heeft vrij kleine corneae,  $10^5$  dwars bij 10 mM. verticaal, dwarse hoornvliesrefractie verleden jaar 47.2, thans 47.6 D, links astigm. 1.75 D  $10^\circ$  nasaal, rechts astigm. 1.5 D  $15^\circ$  nasaal, visus O.S. met Sph - 13  $\supset$  cyl -  $1\frac{4}{8}$  en  $\frac{3}{6}$ ; Visus O.D. met Sph - 17  $\supset$  cyl -  $1\frac{4}{8}$  en  $\frac{3}{6}$ . Zeer diepe voorste oogkamers, zeer vooruitspringende corneascleraalrand, geen duidelijke limbus. Iris tremulans. Iriskleur grijs met gele trabekels en zigzag iriskraagje. Er schijnt bij de ontwikkeling van deze oogen een stoornis te hebben plaats gevonden tijdens de vorming van de voorste oogkamers. Er bestaan althans *uitgebreide voorste synechiën* tusschen de voorste grenslaag van de iris en het overigens heldere hoornvlies. In het nasale bovenkwadrant van het rechter oog bijv. ligt de perifere helft van de iris verkleefd met kamerbocht en cornea, met de spleetlamp is hiertusschen zelfs geen capillaire spleet te ontdekken. Ook boven in het temporale kwadrant bevindt zich een plaatselijke kleinere synechie tusschen de iris en het sclerale deel van de voorste oogkamer. Zodoende zijn de vóórlagen van de iris tentvormig opgeheven en a. t. w. lineair aan de cornea event. sclera aangelegd (Fig. VIII).

Dergelijke synechiën bestaan ook in het linker oog. Terwijl het onderdeel van de iris geheel vrij is en concaaf naar achteren terugwijkt om pupilwaarts weer meer naar voren te komen, is de bovenperiferie op vele plaatsen adhaerent in een terrein grooter dan de beide bovenkwadranten, nl. reeds nasaal onder het midden begin-

nend. Doordat de voorste grenslaag met de onderliggende trabekels op multiple plaatsen tegen de corneasclera gekleefd zit, ontstaan tusschen deze adhaesies een stuk of vijf grootere en eenige kleinere crypten. Nasaal boven is zelfs een deel van de zich daar meer van de pupil verwijderende zigzagvormige circ. art. minor tegen het hoornvlies opgetild. De annulus minor is fijn radiair geteekend en gedraagt zich bij pupilbewegingen zelfstandig t. o. v. de zich als ringplooi daarover schuivende circ. art. min. met de min of meer opgelichte voorste irislaag.

Beide irides zijn slap met eenige diepe perifere ringvoren beneden en enkele kleine verspreide naevi. In tegenstelling met het beneden-deel is temporaal de verhouding zoo, dat de periferie meer naar voren, het intermediaire deel meer ingezonken ligt.

Het in de pupil zichtbare lensdeel is bolvormig vóór de iris ge-

Fig. VIII. Familiaire ectopia lentis met microphakia

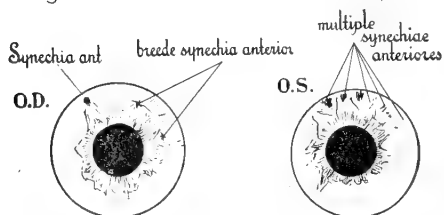
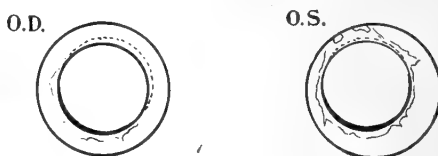


Fig. IX. Zuster met microphakie en ectopia lentis



welfd. Na pupilverwijding blijkt bij spleetlamponderzoek, dat de lenzen beiderzijds klein zijn (microphakia Fig. IX) en ietwat naar boven binnen gesubluxeerd, de onderrand wordt zichtbaar bij een pupilwijdte van 8 mM. Dat de pupillen zich ook meer naar boven binnen verwijderen schrijf ik toe aan de adhaesies, die de iris daar meer fixeeren en niet aan een oorspronkelijke ectopie der pupillen. Voor zoover de lensrand voor het onderzoek toegankelijk is, blijken overal ontelbare fijnste zonulavezels aanwezig te zijn, die zich regelmatig zoowel voor als achter den aequator vlak daarbij vasthechten. De aanhechtingsplaatsen zijn vaak bruin gepigmenteerd terwijl ook hier en daar een pigmentkorrel tusschen de zonulavezels hangt.

Op de voorste lenskapsel liggen stervormige gepigmenteerde resten van de pupilmembraan, tegen de achterkapsel ligt een spinsel van fijne vervlochten draden, die ook vrij in het glasvocht hangen en witte verdikte knooppunten bezitten. In het glasvocht overigens de gewone teere flarden. De lenzen zelf bezitten multiple fijnste ronde en grillig gevormde schorsobscuraties, ook onregelmatige troe-

belingen van voren naar achteren en sponsachtige ringtroebelings-tjes met veegvormige slierten. De achterste lambdafiguur is bijzonder duidelijk.

De rechter papil is witachtig, diep geexcaveerd, heeft een smallen randring, waarbuiten de pigmentring. Het schijnt een zeer groote physiologische excavatie te zijn met staande randen en sterke parallax der vaten. De papil links vertoont een kleinere physiologische excavatie. De fundi zijn middelmatig gepigmenteerd. Rechts komen temporaal boven onregelmatige pigmentvelden voor van radiaire richting en afwisselend met pigmentlooze strooken terwijl meer temporaal doch niet geheel perifeer enkele atrophische haardjes met pigmentverplaatsing naar de voorlagen te zien zijn en nasaal van de papil een paar grauwe haardjes zonder atrophie.

de derde, een zoon van 19 jaar, is emmetroop, heeft links cornearefractie 40.7 D, rechts 40.4 D.

de vierde, een dochter van 17 jaar, heeft links een dwarse corneabreking van 49.3 D, rechts van 49.7 D, links is de diameter van het hoornvlies in dwarse richting 10.25 D rechts 10.5 D, links totale refractie  $Hm\ 3.25 = Ash\ 0.75\ Vis = \frac{4}{18}$ , rechts  $Hm\ 1\ D\ Vis\ \frac{5}{5}$ . De iriskleur is grijs met een fijn geel zigzagvormig kraagje. De lenzen bevatten teere wazige obscuraties aan den achterpool met een sponsvormig centraal troebelingsgetje voor de achterste embryonale naadfiguur. Verder nasaal achter tegen de lens het kurketrekkervormig draadje, dat VOGT voor de rest van de art. hyal. persist. houdt. Papillen nagenoeg geen excavaties.

de vijfde en jongste, een zoontje van 9 jaar, heeft betrekkelijk groote hoornvliezen: diam. links 12.5 dwars bij 12 verticaal, rechts 12 bij 11.75 vert. Horizontale cornearefractie O.D.S. thans 42.1 D, verleden jaar 41.8 D, voor anderhalf jaar 40.2 D, voor twee jaar 39.7 D.

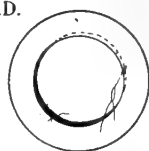
Astigmatisme 1.5 D in verticale richting. Totale refractie O.D en O.S. voor 2 jaar  $M8 = Asm.\ 1\ Vis\ O.D.\ en\ O.S.\ \frac{4}{6}$ , thans  $M\ 13 = Asm\ 1\ Vis\ O.D.\ en\ O.S.\ \frac{4}{8}$ . Hier valt dus in een paar jaar tijds te constateeren een toename van de corneabreking van bijna 2.5 D en een toename van de totale refractie van 5 D. Hierover later. De voorste oogkamers zijn zeer ondiep, de afstand van annulus minor tot cornea bedraagt ongeveer anderhalf maal de dikte van het hoornvlies. De iris, die grijs is met een fijne radiaire teekening, een geel peripupillair iriskraagje en eenige witte perifere punten, ligt dan ook snuit-

vormig gewelfd naar voren op de klaarblijkelijk bijzonder bolle lens. De iris tremuleert echter niet, evenmin als de lens. De fundus is middelmatig sterk gepigmenteerd zonder opvallende bijzonderheden. De papillen hebben scherp omschreven normale pigmentringen. Geen sprake van myopische fundusveranderingen. De onderste lensrand wordt zichtbaar bij een pupilwijdte van 8 à 9 mM. (Fig. X).

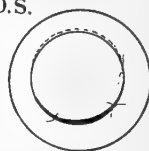
Ze is gaaf. Spleetlamponderzoek wijst ook hier overal de aanwezigheid aan van talloze uiterst fijne zonulavezels, sommige met pigmentpunten als voetjes op de aanhechtingsplaatsen en onder de vezels even voorbij den

Fig. X. Broer met microphakie en ectopia lentis

O.D.



O.S.



aequator, verder eenige draadvormige vertakte verbindingen als pupilvliesresten tusschen circ. art. min. en periferie van de lenskapsel. Multiple ronde, ovale en polygonale fijne obscuraties overal in de schors verspreid. In de achterste schors en lenskapsel onscherpe lijnvormige en vertakte troebelingen, geen vrije draden tegen lens. Glasvocht wolkige, sterk licht reflecteerende en teere onduidelijke bewegelijke membranen.

Wat in dit gezin in 't bijzonder de aandacht trekt, is de onafhankelijkheid van de lensectopie van den bouw van het voorste deel van het oog. Terwijl de moeder een normale schijfgrootte van het hoornvlies heeft, hebben de drie zoons een opvallend groot hoornvlies met dienovereenkomstig verminderde cornearefractie, twee hunner hebben normale lenzen, een heeft lensectopie, de voorste oogkamers zijn bij allen aan den ondiepen kant. De twee dochters hebben een lichten graad van microcornea met dienovereenkomstig versterkte cornearefractie en met vooruitspringenden croneoscleraalring, een hunner heeft lensectopie. De cornearefractie van het derde en vierde kind (broer en zuster zonder lensectopie) scheelt 9 D. De jongen, die de 9 D zwakkere refractie heeft is op beide oogen emmetropisch; de zuster, die de sterkere refractie bezit is op één oog hypermetropisch van 1 D, op het andere van ruim 3 D. Precies berekend bewerkt het een totaal refractie verschil tusschen beide personen, op het linkeroog van 11.75 D, op het rechter oog van 10.3 D, een bewijs dat de aslengte van het oog van de zuster aanmerkelijk korter moet zijn dan die van den broer. In iets

geringere mate geldt dit ook voor de zuster met lensectopie. De beide dochters hebben oogen die in alle afmetingen iets kleiner zijn dan die van de broers, wat ook bij uitwendige inspectie valt waar te nemen. De moeder komt meer overeen met de zoons, van den vader is mij helaas in dit opzicht niets bekend geworden, maar het wijst in ieder geval hierop, dat ondanks deze merkwaardige grootte- en refractieverschillen, geen correlatie valt aan te wijzen met de lensectopie. Ik ben geneigd om de onafhankelijkheid der kenmerken nog verder uit te breiden. Wanneer ik de oogen van de beide kinderen met lensectopie vergelijk, valt mij op dat de iris bij den jongen geheel van pas is, d. w. z. de afmetingen zijn geheel geproportioneerd t. o. v. de grootte van de cornea. Glasvocht met lens schijnen in dit oog een dergelijke ruimte in te nemen, dat het pupillaire deel van de iris naar voren wordt gedreven voor de basis. Bezie ik het oog van zijn zuster, dan treft mij hoe hier de iris relatief te groot schijnt t. o. v. het hoornvlies, vandaar dat hij met eenige perifere synechieën, bochten en plooien is ingevoegd, slap is, zodoende tremuleert. Het sidderen is niet veroorzaakt door een vrij zijn van de iris t. o. v. de lens, want juist de laatste bombeert in de pupil. Hoogstens is de periferie vrij, maar dit is bij den jongen ook het geval en daar tremuleert de iris niet, ligt veeleer vlak uitgebreid. Ik zie in het oog van de zuster dus nog een disharmonie in dien zin, dat een iris, die misschien erfelijk even groot aangelegd is en ook phaenotypisch wordt als bij de broers, te groot is voor den corneoscleraalring. Deze disproportie ontbreekt in het kleine oog van de zuster zonder lensectopie.

Naar aanleiding van deze gevallen van lensectopie nog een paar opmerkingen. In de twee eerste gevallen kon ik het refractieverschil tusschen het lenshoudende en het lenslooze deel van het oog bepalen en vond daarvoor resp. 28 D en 24 D, wat overeenkomt met opgaven van HESS, PINCKARD en FILATOW (resp. 25 D, 24 D en 30 D). Hierin komt het bol zijn van deze lenzen dus tot uiting. De verklaring van PETERS, dat de lens sterker gekromd is door ontbreken van de zonula kan ik voor mijn gevallen zeker niet aanvaarden; ze wordt ook weerlegd door het feit, dat in geval 2, 3 en 4 na volledige correctie der lensmyopie accommodatie tot het gewone bedrag mogelijk was. In drie gevallen heb ik in den loop der jaren een toenemen van de totale refractie bemerkt. Waaraan is deze toe te schrijven? Waarschijnlijk grootendeels aan toename der aslengte en dan niet als een pathologisch uittrekkingsproces,

want de myopische fundusveranderingen ontbraken steeds, wat in geval 2, waar het aphake deel van het rechter oog = Ht 2 D was, weer heel opmerkelijk was. De toename bedroeg in het aphake deel van gev. 1. 2 à 3 D, in gev. 2 door de lens heen 3 D, in gev. 4 door de lens heen 5 D, waarvan echter 2.5 D op een versterkte corneabreking berustte. Daar deze drie personen kinderen waren kan dus aan een normaal groeiproces gedacht worden.

In geen mijner gevallen heb ik een spontane luxatie van de lens zien ontstaan <sup>1)</sup>. Er zijn gevallen bekend, waarbij aan meer dan een familielid dit op lateren leeftijd overkwam. Men neemt daarom ook voor deze gevallen aan een aangeboren dispositie door kleinheid of geringe ectopie van de lens. In een door WESSELY beschreven geval van een idioot, waren de zonulavezels abnormaal lang doch niet uitgerekt en de lens klein. Familiaire lensluxatie is beschreven o. a. door VON GRAEFE, FAITH, HUBBELL (bij 2 zusters op  $\pm$  38-j. leeftijd) GROB (3 familieleden) en als bijzondere ophooping in een stamboom van VOGT, waarbij 15 leden tusschen het 20ste en 65e jaar een spontane lensluxatie op liepen.

### III. ECTOPIA PUPILLAE ET LENTIS

De combinatie van beide dislocaties komt bij mannen even vaak voor als bij vrouwen en is volgens DAMIANOS en PETERS nooit direct erfelijk, maar wel zeer dikwijls gezinsgewijze verspreid, bijv. gev. van VON GRAEFE (broer en zuster), SCHWARZ (drie van de vijf kinderen), BREITBACH (twee broers), MACNAUGHTON (twee broers op 4 kinderen) PUF AHL (twee op zeven kinderen) SCHAUMBERG (twee op vier kinderen) WICKERKIEWICKZ (drie op zes kinderen) ANTONELLI (broer en zuster) DAMIANOS (twee zusters) MOOREN (twee broers) FRICKHÖFFER (drie zusters en een broer) EHA (twee broers) SIEMENS (vier zusters en een broer op tien kinderen).

Slechts een enkel geval van domineerende ectopie van lens en pupil is beschreven door STREBEL en STEIGER, die een stamboom publiceerden over vier geslachten, waarin veertien zieken tegen zes gezonden voorkwamen, tevens myopie heerschte en nu en dan hartgebreken voorkwamen en waarbij eens een vrouw conductor was.

Uit alle gegevens leidt SIEMENS af, dat verreweg de meeste gevallen van de combinatie op een enkelvoudigen recessieven factor berusten.

<sup>1)</sup> Zie noot blz. 361.

Daarbij is echter een vereischte, dat de ouders herhaaldelijk verwant zijn en wel, volgens berekening van SIEMENS in minstens 6 % der gevallen <sup>1)</sup>. Dit is tot nog toe niet na te gaan, daar in de casuïstische mededeelingen deze bloedverwantschap verwaarloosd is <sup>2)</sup>. Mocht in de toekomst blijken, dat de verwachting van SIEMENS onjuist is, dan komen wij hier voor een uniek erfelijkheidsprobleem te staan. Want de verhouding van het aantal zieken tot die der gezonden is te hoog om aan di- of polyhybridisme te denken. En de aard der aandoening is er niet naar om een homonenstoornis in de moederlijke stofwisseling of een infectie (trouwens een verouderde theorie) waarschijnlijk te maken. Zou de veronderstelling van SIEMENS juist zijn, dan zouden 25 % van de kinderen (bij gezonde ouders) aan de aandoening moeten lijden. In werkelijkheid mag men dit echter niet verwachten om de volgende redenen, dat 1° die gezinnen niet meegeteld zijn, waarin de kans op recessieve homozygoten bestond, zonder dat die verwerkelijkt werd en 2°. die gezinnen in het algemeen niet een beschrijving waard werden geacht, waar slechts één geval voorkwam, maar alleen die, waar een opvallende ophooping bestond. Het percentage is dan ook hoger en zal dit steeds in dergelijke gevallen moeten zijn, zooals ik reeds elders heb opgemerkt <sup>3)</sup>.

Een door mij waargenomen geval van de combinatie pupil- en lens-ectopie is het volgende:

Meisje J. T., thans 20 jaar oud, bezocht mij April 1918 wegens slecht gezicht en aangeboren oogafwijking'

Familieomstandigheden:

Vader, 46 j. oud, beiderzijds normale pupillen, hoornvliesrefractie 44 D, geen astigmatisme (O.S. 0.5 D. vert, O.D. o.). Iriskleur olijfbuin met in de intermediaire zone een groen fond, annulus minor zeemleerachtig oppervlak. In het linker oog zijn resten van een persisterend pupilvlies als draden over den annulus minor gespannen.

Moeder, 55 jaar, normale pupillen. Emmetroop. Iriskleur grijs en verspreide gele kleurstof. De moeder was tevoren met een broer

---

<sup>1)</sup> Deze berekening is m. i. wel ietwat een greep in de lucht, daar ze van de gedachte, dat 1 % der huwelijken bloedverwant is en van onbewezen onderstellingen over de frequentie der ectopia lentis et pupillae uitgaat (W.).

<sup>2)</sup> Volgens PETERS is bloedverwantschap der ouders slechts twee maal beschreven.

<sup>3)</sup> Genetica 1919 blz. 267.

van den vader gehuwd en had daarbij drie voorkinderen, dochters, waarvan de oudste ook getrouwd is en vier normale kinderen heeft. De tweede voordochter heeft vier kinderen, eerst twee normale dochttertjes, daarna een zoontje, dat op zijn *linker oog microphthalmus* heeft, en tenslotte een normaal dochttertje.

Uit het tweede huwelijk stamt als oudste, een dochter met sterke korectopie en lensectopie en donkerbruine oogen, dan een normaal meisje met lichtbruine oogen als de vader, en tenslotte een jongen met blauwe oogen.

Het kind met microphthalmus, had een doorsnede van het hoornvlies van  $4^5$  à 5 m.M., de cornea was grootendeels helder, de iris was beiderzijds blauw, de pupil niet geheel gecentreerd, maar eenigszins naar nasaal boven verschoven; zijn zusjes hebben evenals de vader blauwe oogen, de moeder heeft een grijze iris met oranjekleurige circulus art. min. De moeder van het microphthalmuskind is dus zoowel een halve zuster als een nichtje van het meisje met ectopie van lens en pupil, is dus tenslotte toch op twee wijzen bloedverwant; daardoor wordt ook de verwantschap tusschen de personen met oogafwijking (tante en neefje) groter. Hoewel het niet is uit te sluiten, dat de microphthalmus, die eenzijdig voorkwam, een paratypische oorzaak heeft gehad, bijv. druk van een amnionstreng, was het opvallend, dat aan de oogleden van resten van een dergelijken druk niets te bespeuren viel en de oogkas thans ook den gewonen groei meemaakt, nu het kind een kunstoog draagt. En daar eenmaal een zeker verband tusschen korectopie, lensluxatie en microphthalmus bestaat, is het niet onmogelijk, ja eerder waarschijnlijk te noemen, dat in deze familie een kiemgebrek voorkomt, waarbij recessieve factoren een rol spelen.

De in deze familie gesloten huwelijken zijn niet bloedverwant.

Het meisje met ectopie kenmerkt zich door de volgende oogeigenschappen (Fig. XI en XII): R.-oog: pupil geheel door het bovenooglid bedekt, tegen den bovensclerairand gelegen. Bij een weinig achterover houden van het hoofd komt een gedeelte vrij en is de gezichtsscherpte =  $\frac{3}{150}$ , niet te corrigeeren. Het oog staat iets boven buitenwaarts en wordt practisch niet gebruikt. Javal  $1^5$  D  $15^\circ$  nasaal, hoornvliesrefractie horizontaal 40 D, verticaal 41.2 D. Scherpe corneoscleraalrand, geen limbus. Iriskleur diffuusbruin. Iris slap, tremuleerend. Na pupilverwijding, waarbij de onderrand tot  $\pm \frac{1}{3}$



van de hoogte van het hoornvlies rijkt, wordt de bovenrand van de blijkbaar naar benedenbinnen geluxeerde lens zichtbaar. Thans kan met Sph + 10  $\frac{2}{36}$  gelezen worden.

L.-oog pupil geheel beneden in de iris. Gezichtsscherpte  $\frac{1}{60}$  l. Javal 15 D 85° temporaal; hoornvliesrefractie horizontaal 41,6 D, verticaal 40 D, dus pervers astigmatisme. Corneoscleraalrand en iris-kleur en -habitus als rechts. De lens is naar bovenbinnen geluxeed, de onderbuitenrand is in de pupil zichtbaar. Na midriasis kan met Sph + 12  $\ominus$  cyl + 1,5  $\frac{2}{6}$  gelezen worden.

Om het r.-oog bruikbaar te maken heb ik tot een intraoculaire

Fig. XI. Strengvorming en zonuladefect bij ectopia pupillae et lentis O.S.

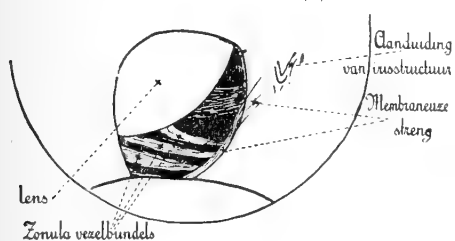
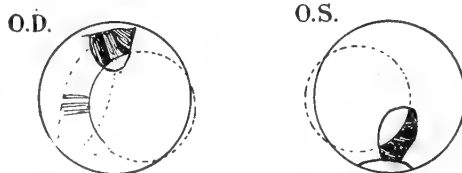
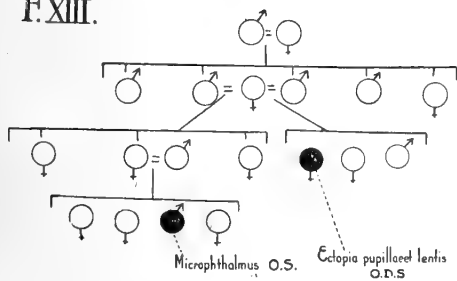


Fig. XII. Ectopia pupillae et lentis



F. XIII.



iridotomie naast de lens geadviseerd, maar deze in een iridectomie veranderd toen bleek dat een iridotomie wegens slappe van de iris niet uitvoerbaar was. Na de operatie las de patiente bij gewone hoofdhouding door het coloboom met Sph + 13 = cyl + 1  $\frac{2}{36}$ .

Beide oogen tesamen (l.-oog atropine) lazen  $\frac{5}{15}$ f. De bril stelde het meisje in staat daarna een betrekking als dienstbode te vervullen. Het lenslooze deel der oogen werd daarbij alleen gebruikt.

De lenzen zijn bewegelijk, klein en veel sterker opalescent dan normale lenzen, maken bovendien een bollen indruk. Zij liggen niet los in het oog, het is alsof zij nasaal gefixeerd zijn en daardoor niet iederen willekeurigen stand kunnen innemen, kleine verplaatsingsmogelijkheden bestaan in een sagittaal en een frontaal vlak.

Beide oogen zijn door mij met *spleetlamp* en *hoornvliesmicroscop* onderzocht met het volgende resultaat:

Beiderzijds vertoonen de lenzen van voren hier en daar luchtbelachtige vormsels (vacuolen), in of onder het kapsel epithelium van de voorste lenspool. De rechterlens heeft een kleine witte troebeling on-

geveer 1 mM. vóór den achterwand in het temporale bovendeele en andere fijne puntvormige obscuraties, in voor- en achterschors verspreid. Sterke zonulavezels begeven zich van de streek van het corpus ciliare van buiten boven en boven naar beneden naar den boven achterwand van de lens en verliezen zich daar in de capsula vlak bij den aequator. Boven is in het midden een hiaat tusschen deze vezels, de lens is daar niet colobomateus; temporaal slechts enkele diep gelegen, dwarsgerichte Zonulavezels aanwezig, Ongeveer het bovenste derde deel van de lensachtervlakte is bezaaid met grove vertakte en samenhangende pigmentsterfiguren, zooals wij die tegenwoordig in fijneren vorm als resten van het persisterend pupilvlies op de lensvoorvlakte in veel normale oogen kennen, temporaal boven het dichtst, naar het centrum en nasaal in dichtheid afnemend en den vorm van amorge klompjes aannemend. Er zijn ook zonulavezels (?) die vrij in het glasvocht eindigen en andere, die vooruit naar de nasale achterwand van de iris gericht zijn. De structuur van het glasvocht biedt in allerlei richtingen verloopende flarden en membranen, onregelmatiger en grover dan wij die in normale oogen gewoon zijn te zien. Aan den onderrand van de pupil loopt een kleurloos membraneus weefselstrookje.

De linkerlens draagt fijne bruine en kleurlooze stipjes op het middelste deel van de voorvlakte en tallooze punt- en streepvormige obscuraties in de voorste schors. In het benedendeel van het lenslooze pupilgebied zijn krachtige dwarse witte opaliseerende vezelstrengen gespannen van beneden buiten achter de iris naar de achter onderzijde van de lens; zij laten hiaten tusschen zich vrij en temporaal treft men geen zonulavezels aan. Waar zij zich tegen de lens voegen (temporaal beneden achter) vertoont deze een dwarsovale troebeling in kapsel en achterste schors. Een smal kleurloos weefselmembraantje, afkomstig van de voorvlakte van de iris ter hoogte van den kleinen vaatkring (temporaal) buigt over de sterk gekartelde gepigmenteerde pupilzoom naar beneden langs den onderrand van de pupil. Ook het gekleurde deel van de pupilzoom wordt naar onderen temporaal toe bleeker.

Het irisrelief is beiderzijds nagenoeg hetzelfde: straalsgewijze naar de pupil gerichte plooien, enkele contractiegroeven, die even sterk gepigmenteerd zijn als de rest van de dikke slappe iris. Structuur als van gemsleeren handschoenen, tallooze miniatuurwratjes of bobbel-

tjes. Links hier en daar resten of aanduidingen van een vertakte circulus arteriosus minor, die onregelmatig scheefgetrokken lijkt. In het glasvocht fladderen in beide oogen teere membranen.

De gezichtsvelden voor wit en kleuren zijn normaal. Fundus geen afwijkingen. De lichtreacties der pupillen zijn zeer levendig.

Bij pupilverwijding door atropine is links hoogstens  $\frac{1}{4}$  deel van de lens zichtbaar te maken. Ik kan dus niet beoordeelen of in niet zichtbare gedeelten zich nog aan de achterzijde van de lens pigment bevindt <sup>1)</sup>.

Men moet zich niet voorstellen, dat in de oogen met korectopie de pupil eenvoudig op een andere plaats in het irisscherf ligt, terwijl de structuur van de iris eromheen overal dezelfde is. In nagenoeg alle oogen behalve bij de lichte graden, die ik gezien heb, bestaat het verschil tusschen korectopie en normale oogen eenerzijds, colobomen anderzijds hierin, dat het smalle stukje iris zich als een zelfstandige dikke plooï of segment voordoet, een vast punt, waartegen de iets ovaal uitgetrokken pupilrand hoefijzervormig gericht is en waarheen het overige irisweefsel aangespannen is. Dit komt ook hierin uit, dat de pupil zich alleen verwijdt aan de zijde van het slappe breede irisdeel. In het linkeroog van bovengenoemde patiente vormt het onderdeel van de iris een gefixeerde, promineerende naar achteren omgebogen wal en in het rechter oog het bovendeel dito.

#### IV. ECTOPIE, GECOMBINEERD MET ANDERE OOGGEBREKEN

De ectopie van de lens is dikwijls een onderdeel van andere congenitale ooggebreken. Zoo stelde SEEFELDER het klassieke beeld op van erfelijkheid van de combinatie: ectopische cataracteuze lens, aniridie, nystagmus en amblyopie. Ze is ook nog al eens waargenomen bij microphthalmus en buphthalmus <sup>2)</sup> en is wel vergezelschaft geweest van lenscoloboom, opticuscoloboom, arteria hyaloïdea en merodermstrengen (HESS), afgezien nog van het veelvuldig samengaan met korectopie en sterke resten van de pupilmembraan.

De korectopie is gevonden in combinatie met sterke pupilvliesresten, epibulbair dermoïd, lidcoloboom, microphthalmus, albinisme en buph-

<sup>1)</sup> Na het schrijven van dit artikel verwoegde het meisje zich bij mij met een spontane luxatie van de linker lens, zoodat deze ook na verwijding de pupil bedekt en zij thans genoodzaakt is met sph—16 door de lens te zien.

<sup>2)</sup> hier wellicht in vele gevallen secundair.

thalmus. USHER gaf een stamboom van 59 personen, waarvan 11 leden aan microphthalmus met myopie en korectopie, waarbij dan nog herhaaldelijk lensectopie kwam.

In den aanvang van dit artikel heb ik erop gewezen, dat er overgangen bestaan naar het coloboma iridis, zoowel als naar de aniridie — zoo uit zich althans SIEMENS. Ik weet niet precies, wat hier bedoeld wordt, maar ik vermoed, dat hiermee uitgedrukt is, dat in geval van coloboom de pupil tevens verplaatst en in geval van ectopia pupillae het stroma iridis hypoplastisch of colobomateus kan zijn. Bij aniridie kan in letterlijken zin natuurlijk geen sprake zijn van korectopie, want als de iris ontbreekt is het begrip pupil verdwenen, maar de aniridie is bijna nooit een totale en daarom is het denkbaar, dat aan de eene zijde de irisstrook breder is dan de andere en ook schijnt wel bij korectopie voorgekomen te zijn, dat het stroma zoo atrophisch was, dat men kon spreken van een overgang naar aniridie.

Het sterkst komt het verband tusschen al deze aandoeningen uit, wanneer men de stamboomen bestudeert van lijders aan dergelijke afwijkingen of wanneer men de beide oogen van één persoon vergelijkt. Indertijd heb ik zoo gewezen op het verband tusschen aniridie en iriscoloboom. Ik wil thans een voorbeeld geven van het verband tusschen korectopie en iriscoloboom.

De heer X., thans 28 jaar, die nog drie broers en een zuster met normale oogen heeft evenals zijn ouders, die niet bloedverwant zijn, bezocht mij April 1921. Op het rechteroog heeft hij een sterke *ectopia pupillae*; deze is nl. nasaal beneden tegen den corneoscleraalrand gelegen, op het linker oog bestaat een iets onder het centrum iridis gelegen pupil, die nasaal benedenwaarts in een *coloboma iridis* overgaat. De meest in het oog springende verdere symptomen zijn: *heterochromia levior*: het rechteroog is grijs en bevat zeer weinig kleurstof in de periferie, en een olijfbroin aureool om de pupil, het linker oog heeft een minder sterk gepigmenteerden en minder fraai gevormden annulus minor, maar meer over de geheele irisoppervlakte die tegelijk atrophischer lijkt verspreid geel en olijfbroin pigment. Dus ook weer, zooals ik reeds elders heb opgemerkt (Verslag Ned. Oogh. Gen. 53e Verg. N. T. voor Gen. 1918. II. 17. 1453), het oog met de sterkste congenitale afwijkingen het donkerst. Verder beiderzijds *microcornea levior*: O.D. cornea rond, diameter 10 m.M. in de hoofd-

meridianen, hoornvliesbreking 43.2 D Ast 1 D 35° nasaal. Tot. refr. Ht 2 = Ash 1 Vis na corr.  $\frac{3}{6}$ f of  $\frac{4}{15}$ r. O.S. cornea van onderen iets peervormig toeloopend in schuinnasale richting, diam. 9 mM. in de hoofdmeridianen, hoornvliesbreking 41.6 D Ast. 0.75 D 20° nas. Pat. heeft een licht unduleerenden *nystagmus*, die toeneemt bij uiterste blikrichting en onder nerveuze invloeden.

Het linker oog is blind, het vertoont een uiterst geringe consensuele lichtreactie vanuit het

rechter oog. Dit laatste geeft een zeer krachtige directe lichtreactie. Het l. oog staat iets hoger dan het rechter.

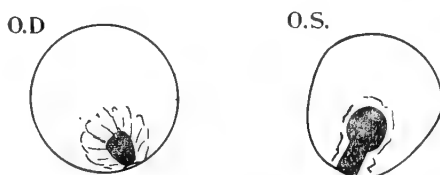
De iris van het rechter oog bezit geen perifere krypten, heeft een trabekulaire bouw bij den circ. art. min., kurketrekkervormige radiaal gerichte vaten, waartusschen crypten en overlansche spleten en is in 't algemeen van losse structuur. De pupilranden schijnen elkaar zeer diep achter de sclera te ontmoeten. De temporale rand buigt nasaalwaarts om, de nasale rand loopt recht naar beneden, beiden stuiten tegen een dwarswalletje van irisweefsel, gevormd door van beide zijden der pupil aangespannen stromavezels, waar onder de achterlaag van de iris verdwijnt: het lijkt alsof het pigmentblad zich lager vereenigt dan het stroma. De iris van het linker oog ziet er uit, of ze een ziekte heeft doorgemaakt vuil, structuurloos, aan den bovenrand van de pupil bestaan lichte synechien tusschen stromavezels en lenskapsel over den zoom heen.

De rechterlens bezit vertakte streepvormige obscuraties in het benedendeel in schuine arteroposteriore en achter in dwarse richting, de linker lens een witte kalkachtige troebeling nasaal beneden en verspreide obscuraties in de voorste en achterste schors met subcapsulaire luchtbeelden en is a. h. w. bezaaid met uiterst fijne pigmentstof. Van beide lenzen is de onderrand te zien. Zonulavezels waren niet aan te toonen beneden.

Het rechter glasvocht is helder, het linker bevat massale bewegelijke troebelingen.

De rechter fundus is middelmatig sterk gepigmenteerd, de papil is rose, vlak zonder centrale excavatie of vaatrechter: de vaten ontspringen allen afzonderlijk bij den rand, die nasaal een atrophisch

Fig. XIV. Ectopia pupillae en coloboma iridis



sikkeltje, temporaal een pigmentstrookje vertoont. De linkerfundus doet de resten zien van uitgebreide ontstekingsprocessen: chorioiditis disseminata, onregelmatige grauw gepigmenteerde velden, waartusschen witte striae (glia- of bindweefselwoekering?) met breede nieuwgevormde roode vaatstreepen. Een papil is als zoodanig niet aantoonbaar.

Blijkbaar heeft het linker oog in een of ander tijdperk van zijn bestaan een uitgebreid ontstekingsproces in retina en uvea doorgemaakt, het rechter niet. Was dit laatste een geheel normaal oog, dan zou dit geval koren op den molen zijn van hen, die de congenitale anomalieën, met name ook de colobomen wijten aan intrauterine ontstekingsprocessen. Nu het rechter oog echter korectopie, papilafwijking en kleine cornea zonder resten van ontsteking vertoont ligt het meer voor de hand aan een aetiologisch verband tusschen ectopia pupillae en coloboma iridis te denken en de ontsteking op te vatten als een secundaire, die zoo gemakkelijk in zulk soort oogen tot stand komt. Vooral het feit, dat de lens in het linker oog normaal ontwikkeld is, pleit er tegen dat een dergelijk intensieve ontsteking de oorzaak van de anomalie zou zijn.

#### V. AETIOLOGIE DER ECTOPIE

Daar het niet in mijn bedoeling ligt in dit artikel een compleet overzicht te geven van al datgene, wat in den loop der jaren over bovengenoemde ectopieën is geschreven, maar meer om vooral datgene naar voren te brengen, wat wijst op een verwijderd oorzakelijk verband tusschen het kiemplasma en de besproken kenmerken, wil ik omtrent de aetiologie slechts die opmerkingen maken, die in verband staan met mijn eigen waarnemingen.

Wanneer wij spreken over de oorzaak van een verschijnsel, dienen wij steeds te beseffen, dat geen verschijnsel geïsoleerd ligt op de lange lijn van oorzaak en gevolg, maar dat het altijd het knooppunt vormt van een net van vele oorzaken. Dat het phaenotype werd zooals het werd, dankt het aan zijn genotypischen aanleg en de omstandigheden waaronder het zich ontwikkelde en wanneer deze omstandigheden, als zij intrasomatisch werken zooals dit vooral bij dier en mensch het geval is, op haar beurt de uitwerking van veranderde bloedsamenstelling of van nevingenen zijn, die bij den een manifest, bij den ander latent aanwezig en bij een derde gedeeltelijk afwezig zijn, dan zal het

phaenotype daarvan zijn invloed ondervinden en zich anders of zelfs niet uiten; reeds geheel afgezien van de bekende koppelingsverschijnselen; de selectieve bevruchting en de lethale factoren. Wij moeten ons dus eigenlijk meer verbazen over het feit, dat zich deze stoornissen of onregelmatigheden in het erfelijkheidsverloop zoo zelden voordoen, dan er de schouders over ophalen, dat in sommige stamboomen geslachten worden overgesprongen of getalverhoudingen niet kloppen. Wel pleit de ervaring voor den bizonderen voorsprong, die het erfelijkheidsmoment bij de realisatie van een kenmerk heeft, want al is het er bij verschillende individuen eener familie in meerdere of mindere mate, het is er dan toch maar!

Dit geldt ook voor vele, misschien de meeste vormen van ectopie. Een gewijzigde genenconstellatie of een hoe dan ook veranderd geen in het kiemplasma is in het individu de meest verwijderde, primaire oorzaak van het kenmerk. Nu komt het groeiproces, in een bepaalde volgorde volgen de phases elkander op tot het kenmerk kant en klaar, volwassen is — later volgen de regressieve metamorfosen <sup>1)</sup>. Maar bij dit groeiproces wordt de invloed ondervonden van andere ontwikkelingsprocessen daarnegen, die niet altijd identiek zijn, de neiging naar het eene kenmerk zal niet altijd passen bij de neiging naar het andere en *zoo kunnen in het orgaan eindelijk disproporties ontstaan, die een pathologisch karakter aannemen*. Mij lijkt dit een zeer belangrijk gezichtspunt voor de onthulling van vele complexe verschijnselen, wier ontstaan wij slechts moeilijk doorzien.

Zou het niet passen van onderdeelen, die toch aaneengevoegd willen worden ter vorming van het orgaan, niet dikwijls de oorzaak zijn van vele congenitale anomalieën en functiestoornissen? Zou hier niet bijv. in het myopievraagstuk een richting van onderzoek besloten liggen, die een verzoening tot stand bracht tusschen de biologische theorieën (STEIGER e. a.) eenerzijds en de uittrekkingstheorieën anderzijds?

Ons eigen voorbeeld moge mijn bedoeling verduidelijken. Stel er bestaat neiging tot excentrische pupilvorming, wat die dan ook inhoudt, en daarnaast neiging tot blauwe dus slank gebouwde iris, tot vergroot hoornvlies, tot korte oogas (hypermetropie) en tot gebrekkige vaatvorming om maar enkele eigenschappen te noemen, zal deze pupil-

<sup>1)</sup> deze hebben bij sommige kenmerken reeds embryonaal plaats (resorptie bijv. van het pupilvlies) bij anderen later (verdwijnen van thymus bijv.) bij de meesten zeer laat (als seniele verschijnselen).

ectopie zich dan precies op dezelfde wijze uiten als in een oog met neiging tot bruine d. i. stroma- en pigmentrijke iris, tot microcornea of normaal hoornvlies, tot lange oogas (myopie) tot overmatige vaatvorming, tot astigmatisme enz. enz.? Mij dunk, dat wij dit niet apriori mogen verwachten. Dit zijn onder vele onbekende meer de omstandigheden die mede de fluctuatie van het kenmerk bepalen. Wanneer nu in een familie extreme varianten voorkomen en het blijkt, dat deze ook vergezeld zijn van andere bijverschijnselen, wanneer bijv. in een familie met ongecompliceerde korectopie ook een of meer gevallen voorkomen met complicaties, dan zouden deze kunnen zijn voortgekomen uit het conflict van neigingen. Terwijl bijv. de korectopie erfelijk bepaald was, behoeft men nog niet aan te nemen, dat een eventueel daarbij voorkomend lenscoloboom of iriscoloboom als zoodanig ook primair erfelijk bepaald was en omgekeerd <sup>1)</sup>. Het zou ook kunnen zijn dat de oorzaak, die de directe aanleiding tot de korectopie werd, door niets belemmerd, integendeel door alle andere momenten bevorderd in zijn ontwikkeling, de extreme variant eenerzijds de complicaties anderzijds schiep. Wanneer wij nu met een congenitale anomalie van een orgaan als het oog te maken hebben zal het eindresultaat van een bepaalden erfelijken aanleg hoofdzakelijk afhangen van de ontogenetische ontwikkelingsphase, waarin deze factor reeds een krachtig merkbare werking ontvouwt: hoe vroeger hij optreedt en hoe sterker in latere perioden, hoe krachtiger de gevolgen.

De erfelijkheidsstudie plaatst ons voor nog vele raadselachtige gegevens. Eenerzijds de zelfstandigheid en onafhankelijkheid der erfelijke kenmerken tot in de kleinste bijzonderheden toe, zooals bijv. de richting van de sterkste corneabreking, de bijzonderheden van de irisstructuur, de richting van de pupilectopie enz. enz., anderzijds de klaarblijkelijke samenhang tusschen kenmerken, waarvan wij ook in dit artikel voorbeelden te over hebben gezien, die toch dikwijls ook zelfstandig in hun bepaalden vorm worden overgeërfd. En dan dat eigenaardige feit, dat een kenmerk, dat uiterlijk in niets te onderscheiden is van een ander, in de eene familie dominant, in de andere recessief is. Zoolang wij de reden van het dominant of recessief zijn niet kennen blijft de verklaring een gissing. Het is mogelijk, dat het dominant of recessief zijn veroorzaakt wordt door een wezensverschil in de kiem, dat de kenmerken

<sup>1)</sup> evenmin als een peervormige of min of meer overlangsovale cornea bij iriscoloboom.



slechts in schijn of als gevolgen gelijk zijn, in werkelijkheid een geheel verschillende oorzaak hebben; het kan echter ook zijn dat de bijomstandigheden verschillen en dat evenals de sexe en de leeftijd (dominantiewisseling) het al of niet domineeren van een kenmerk bepaalt, ook andere factoren het hunne hiertoe bijdragen. Teslotte de vraag, waarom bij een dubbelorgaan als het oog nu eens een, dan beide oogen een kenmerk vertoonen.

Zoo heeft de erfelijkheidsstudie ons voorloopig voor de verklaring der verschijnselen nog niet veel verder gebracht dan de wetenschappelijke intuïtie, die tevreden is met het kennen van de naaste oorzaak of oorzaken en zoo blijven wij dus in het vraagstuk der ectopie van lens en pupil ook nog steeds vragen welk embryonaal weefsel hier een van het normale afwijkende tendenz had. Moeten wij voor alle anomalieën de oorzaak in één kiemblad zoeken, bijv. in het mesoderm, in een overmatige woekering, in een te krachtige persistentie en te gebrekkige resorptie, waar het omgekeerde noodig was? Of ligt de primaire tendenz in het ectoderm en zoo ja, in welk deel dan? Of nu eens in het eene, dan in het andere weefsel? Er zijn onderzoekers, die alles unitarisch willen oplossen en de oorzaak in één weefsel willen zoeken, waarop desnoods meerdere genen invloed uitoefenen. Om den samenhang tusschen bepaalde kenmerken te kunnen verklaren is het natuurlijk wel gewenscht dit te doen. Wie op grond van erfelijkheidsonderzoek overtuigd is, dat er een genetisch verband moet zijn tusschen bijv. aniridie en iris- (resp. iridochoriodeaal) coloboom, tusschen korectopie en iriscoloboom, tusschen iris- en lenscoloboom, tusschen allerlei colobomen, tusschen korectopie en lensectopie enz. enz. zal de formatieve oorzaak zoeken in een weefsel, dat deze groepen gemeen hebben. Neigde men vroeger in het algemeen er meer naar het mesoderm als den schuldige te verklaren tegenwoordig helt men er toe over het ectoderm daarvoor aan te zien. Kon ik nog in 1919 schrijven dat de theorie van SEEFELDER van de ectodermale genese van de aniridie ons niet verder bracht, wanneer niet ter verklaring van het onafwijsbaar verband met iriscoloboom bewezen werd dat ook daar de primaire afwijkende tendentie in de embryonale retina ligt, thans blijkt die laatste opvatting ook ten zeerste veld gewonnen te hebben, natuurlijk door krachtige argumenten gesteund, o. a. bij ELSCHNIG, VON SZILY, PETERS, LEVINSOHN, MEISSNER, KOYANAGI, PICHLER, NATHANSON, FLEISCHER <sup>1)</sup> en het is

<sup>1)</sup> Litteratuuroverzicht bij KOYANAGI (Gr. Arch. f. O. 1921. 104. Heft 1/2. 1.).

een tegenstrijdigheid bij SEEFELDER, dat hij aan de aniridie een ectoderm-, aan het coloboom een mesodermanomalie ten grondslag legt voor alle gevallen.

Men heeft de ongecompliceerde korectopie willen verklaren uit een onregelmatige ontwikkeling van de iris, een gebrekkige aan den eenen kant, een overmatige aan den anderen kant. VON HIPPEL verzet zich hiertegen, daar in een door hem onderzocht geval van pupil- met lens-ectopie het smalle nasale irisdeel een naar achteren omgebogen pupilrand had en ongeveer drie maal zoo dik was als het geheel in de lengte gerekte verdunde tegenoverliggende deel: „Für die Annahme eines Bildungsmangels auf der einen, eines Überschusses auf der anderen Seite fehlt jeder Anhaltspunkt.” De pupil was omgebogen door een streng vanuit het glasvocht, maar daar het oog verwond geweest en met bloedingen bezet was was de beoordeeling moeilijk. Ik zie niet in, waarom VON HIPPEL hier een ontsteking van de iris als waarschijnlijke oorzaak aanneemt (zooals in enkele gevallen van SAMELSOHN) en evenmin acht ik bewezen dat het breede irisdeel verdund was. De door VAN DUYSE gegeven theorie, dat amnionstrengen, dus paratypische invloeden de iris symmetrisch zouden drukken en in de ontwikkeling remmen, de lens op zij dringen en door compensatorische irisontwikkeling aan den anderen kant zou gevolgd worden, is te zeer gezocht. VON HIPPEL neemt aan dat de iris plaatselijk belemmerd is geweest naar voren te groeien en dat het te rijkelijk ontwikkelde mesoderm zich later in den streng terugtrok. De eenige, die verder nog oogen met korectopie anatomisch onderzocht, en wel bij konijnen is BACH: ook volgens hem is persisterend mesoderm de oorzaak, zoowel van iriscolobomen als van korectopie (die dus onvolkomen coloboom is) als van Zonuladefecten. Bij deze meening heeft VON HIPPEL zich in latere publicaties ook aangesloten: mesodermale strengvormingen veroorzaken zoowel irideremie als atypische colobomen en veel gevallen van korectopie. De ontstekings-theorie is op den achtergrond gedrongen. Ook in een tweede geval van lens- en pupilectopie vond VON HIPPEL een streng, die vanaf het smalle irisdeel om de pupil omhoog naar het glasvocht en een sterke arterie omsloot, die of tot het systeem der persisterende vasa hyaloïdea propria hoorde of in persisterend mesoderm indrong en zoowel de iris belemmerde uit te groeien als de lens op zij drong.

De ongecompliceerde lensectopie is toegeschreven aan verloeijing van het glasvocht (VON GRAEFE) en ontbreken der zonula, wat echter

zeer ongeregeld werd gevonden, integendeel vaak werd ontkend, Door HESS worden zonuladefecten en vooral de zoo veelvuldig voorkomende ectopie naar boven uit een mechanische belemmering in ontwikkeling verklaard tengevolge van mesodermstrengen uit den oogbekerspleet die later weer kunnen verdwijnen. Ectopieën in andere richting zijn te verklaren uit persisterende resten van de vaathoudende lenskapsel.

Ook het ontstaan van lenscolobomen wordt door HESS op grond van anatomisch onderzoek bij een microphthalmisch oog geweten aan druk van achtergebleven vaattakken of weefselstrengen <sup>1)</sup>. HEYL neemt juist het plaatselijk ontbreken van foetale lenskapselvaten aan — echter zonder bewijs, CISSEL veronderstelt een slechte lensaanleg en MANZ brengt ze in verband met stoornis bij de sluiting van de foetale oog-spleet. Verder wordt vooral de aandacht gevestigd op defecten van de zonula Zinnii ter plaatse van het coloboom (VON OTTINGEN, BECKER, ROGMANN, WESSELY, VAN DER HOEVE). WESSELY kon nl. bij pas geboren konijnen door een iridectomie lenscoloboom opwekken, VAN DER HOEVE later ook. Doordat de zonulavezels aan de irisperiferie verbonden zijn ontstaan door deze operatieve ingreep zonuladefecten. WESSELY houdt de lenscolobomen voor een gevolg van achterblijven in groei door ontbreken van de spanning der zonulavezels. Om te weten te komen of het echte colobomen waren of pseudocolobomen tengevolge van verplaatsing der lensmassa woog VAN DER HOEVE de lenzen. Daar de colobomateuze lens minder woog dan de niet colobomateuze van het andere oog en doordat het verschil in gewicht der beide oogen van drie (waarschijnlijk op één oog? W.) geopereerde konijnen die geen lenscoloboom hadden gekregen veel geringer was dan het gewichts-onderscheid bij eenzijdig coloboom, meent VAN DER HOEVE wel waarschijnlijk te hebben gemaakt, dat de colobomen door zonuladefecten echte colobomen zijn. BOCK beschreef gevallen van spleetvorming in het corpusciliare met zonula- en lenscoloboom.

MEISSNER kon tweemaal na iridectomie bij buphthalmus, zonuladefecten en lenscoloboom opwekken.

Zonuladefecten kunnen echter zeker niet de eenige oorzaak zijn. Want meermalen werd uitdrukkelijk hun afwezigheid geconstateerd. Waar zij wel voorkwamen blijft dan ook de mogelijkheid open van een secundair verschijnsel. Over de genese van glasyocht en zonula zijn de

<sup>1)</sup> VON HIPPEL vond bij de combinatie van iris- en lenscoloboom een breede mesodermstreng, die de lens omvatte.

meeningen nog verdeeld. Wat een zwakke aanleg van de zonula ten-slotte embryologisch beteekent weten wij niet precies, al neemt men vrij algemeen aan dat ze van ectodermalen oorsprong is.

Zooveel is zeker, dat, moge al omtrent de genese van colobomen <sup>1)</sup> aniridie en microphthalmus met orbitale cyste een kentering ontstaan zijn, doordat door velen de primaire stoornis in het ectoderm, dus in de primaire en secundaire oogblaas zelf gezocht wordt, — voor de afwijkingen, die ons in dit opstel hebben bezig gehouden nog altijd de mesodermtheorie opgeld doet. Het ziet er nog niet naar uit, dat uit den strijd der meeningen spoedig een communis opinio ontstaan zal. Komen de ectopieën weer onder de aandacht van hen, die de primaire oorzaak van de bekendste congenitale anomalieën van het oog in het ectoderm zoeken, dan zullen zij, als zij oeconomisch denken, een dergelijke aetiologie ook aan deze afwijkingen ten grondslag willen leggen. Door de klinische waarneming zal men wel moeilijk tot een oplossing kunnen komen, daar eventueel bestaan hebbende mesodermale woekeringen weer verdwenen kunnen zijn: dit grondig resorptieproces heb ik zelf bij buitengewoon sterke resten van het pupilvlies met voorste kapselkatarakt kunnen waarnemen, in een mate, die mij ten zeerste verbaasd heeft

Toch is het niet van belang ontbloom te trachten uit de klinische waarnemingen datgene af te leiden, wat tot verheldering van inzicht zou kunnen leiden. Daartoe wil ik aan het slot van dit artikel nog weder de merkwaardigste door mij gevonden gegevens memoreeren.

Bij het door mij beschreven geval van ectopia pupillae et lentis, waarbij de eene pupil boven, de andere beneden, de eene lens benedenbinnen, de andere lens iets bovenbinnen verplaatst was, trof mij als merkwaardige vondst *de aanwezigheid van membraneuze strengen op corresponderende plaatsen*. Aan het linker oog waarbij de pupil laag lag, ontsprong deze streng temporaal beneden aan de voorzijde van de iris op korten afstand van de pupil, begeleidde de pupilzoom een eindwaarts naar beneden om zich van onderen geheel over den zoom naar achterbeneden om te buigen langs het corpus ciliare naar de richting van het glasvocht — het eind was niet te volgen. Aan het rechter oog bevond zich een gelijksoortig membraneus weefselstrengetje langs den onderrand van de pupil. *Tot nu toe is naar mijn weten een identieke*

---

<sup>1)</sup> Ook PAGENSTECHER, de aanhanger van de toxische theorie zoekt de uitwerking in een remming der ontwikkeling van het ectoderm.

*klinische waarneming niet gedaan* <sup>1)</sup> en mag het op prijs worden gesteld, dat hier nog in het volwassen oog niet geheel geresorbeerde strengen konden worden aangetoond, die in intensieveren vorm tijdens het embryonale leven waarschijnlijk de oorzaak zijn geweest, dat eenzijdig de iris plaatselijk verhinderd werd naar voren te groeien anderzijds de lens in tegengestelde richting werd weggedrukt. Deze klinische waarneming draagt er dus toe bij de anatomische vondsten van HESS te belichten en de door hem opgestelde hypothese waarschijnlijk te maken. In zijn „Pathologie und Therapie des Linsensystems” schrijft hij, dat hij herhaaldelijk lensectopieën vond in oogen met arteria hyaloidea persistens of met merodermale weefselstrengen, die van de papil door het glasvocht naar de corneasclerale grens (resp. naar het corpus ciliare) liepen. HESS geeft afbeeldingen van microphthalmusoogen. Daar de verbindingen tusschen lens en corpus ciliare in de 4e maand ontstaan, kan de aanwezigheid van zulke strengen in dezen tijd een hindernis voor de normale ontwikkeling vormen en blijven de gevolgen bestaan ook al zouden ze later weer geresorbeerd worden. De theorie van HESS is ook door SEEFELDER en WOLFRUM aanvaard. Ook mijn waarneming van *pigmentatie van de achterzijde van de lens* in het rechter oog van dezelfde patiente is voor deze opvatting van veel belang. Normaliter toch wordt geen pigment op de achterzijde van de lens aangetroffen; in mijn geval wijst het er op, dat een mesodermaal weefsel en wel dat van de membrana capsulopupillaris of een daarmee verbonden weefsel onvolledig is geresorbeerd en dat daarin later pigment werd afgezet op dezelfde wijze zooals wij dat in de resten van de membrana pupillaris zien gebeuren. Ik wil er de aandacht op vestigen, dat ik dit pigment van de achterste lenskapsel bij de in dit opstel beschreven gevallen twee maal heb aangetroffen, nl., behalve in het zoo even genoemde geval ook bij een patient uit den stamboom met ectopia pupillae complicata, en wel bij dengene, die de sterkste ectopische ligging vertoonde. Bij beide personen bevond zich het pigment in dat quadrant van de achterste lenskapsel, dat gericht was naar de zijde van de

---

<sup>1)</sup> In een geval van lenscoloboom kon door BAAS zulk een streng klinisch aangetoond worden. YANE vond in een benedenwaarts gericht coloboom van het glasvocht zulk een streng, het oog bezat tevens lenscoloboom en pupilverplaatsing naar beneden met twee kleine gaten in de iris. NIEDEREGGER, die een geval van spleetvormige ectopie beschreef, kon strengresten waarnemen en verklaart de spleetvorm uit trekking of belemmering van strengen in twee richtingen.

ectopie der pupil <sup>1)</sup>. Klaarblijkelijk is het persisterende mesodermale weefsel dus in die buurt het sterkst geweest. Daar zonder pupilverwijding van de lens van het rechter oog van het meisje met ectopia pupillae et lentis nagenoeg niets te zien was, is het zeer goed denkbaar dat de weefselstreng, die thans nog langs den pupilzoom te zien was, over de lens heen in verbinding gestaan heeft met het mesodermale weefsel van de membrana capsulopupillaris; het is dus waarschijnlijk te achten, dat een dergelijk mesodermaal weefsel een belemmering is geweest zoowel voor de bovenzijde van de iris, als voor de lens om in de goede richting te groeien. Waar verder gebleken is, dat juist aan de temporale buitenzijde van de lens de zonula Zinnii gebrekkig was aangelegd, is het best mogelijk, dat ook daar ter plaatse dergelijk voor de normale ontwikkeling belemmerend werkend merodermaal weefsel aanwezig is geweest. In tegenstelling met de normale verhouding bleek het, dat de zonulavezels alleen de achterzijde van de lens „gevonden” hebben en wel op beide oogen. Hieruit zou kunnen worden afgeleid, dat er voor vezels, die voor de voorzijde bestemd zijn geweest een belemmering bestaan heeft om die te bereiken. Wij zouden ons kunnen denken, dat deze vezels plaatselijk vergroeiden met de achtervezels of met resten van het persisterend mesodermale weefsel en zoo aanleiding werden tot de door mij waargenomen vorming van lange vliezig verdikte vezels en omkrullingen in het verloop ervan. In ieder geval is het formaat der vezels niet te verklaren uit uitrekking, de lengte en breedte moeten als een primair of als een aanpassingsverschijnsel worden opgevat. Omtrent het eventueele oorzakelijk verband tusschen zonula- en lensafwijkingen wil ik opmerken, dat mijn ervaringen mij een tegen-aanwijzing geven: twee maal zag ik een geringe graad van coloboomvorming aan de lens (bij F<sub>2</sub>9 uit den stamboom met ectopia pupillae en bij het tweede geval van ectopia lentis), de zonula ontbrak echter niet ter hoogte van dit coloboom, want de beschreven hiaat bij F<sub>2</sub>9 was uiterst gering en niet tegenover het coloboom en bij het tweede geval was de zonula zelfs bijzonder goed ontwikkeld. Omgekeerd was in het geval van ectopia pupillae et lentis, waar heel wat aan de zonula mankeerde, geen lenscoloboom aanwezig, wat bijzonder opmer-

---

<sup>1)</sup> Nog eenmaal heb ik pigment op de achterste lenskapsel gezien en wel in ringvorm gerangschikt op korten afstand van den aequator lentis op het linker oog van een meisje van 12 jaar, dat dubbelzijdig congenitale aniridie met cataracta anterior vertoonde.

kelijk was aan het rechter oog, dat groote zonuladefecten bezat. Verder was in de overige zeven oogen met microphakie en lensectopie in ieder geval in het voor onderzoek toegankelijk deel van het oog de zonula normaal ontwikkeld en nog uiterst fijn, zooals dat in de jeugd het geval pleegt te zijn. Mijn waarnemingen zijn dus in overeenstemming met die van vele anderen, waarmee niet gezegd is, dat ik de vondst van hen, die constateerden, dat zonulavezels mankeerden in twijfel trek, bijv. omdat hun de moderne onderzoeksmethode (spleetlamp) ontbrak, maar alleen dit, dat het een bijkomstigheid schijnt te kunnen zijn en althans zeker niet de eenige aetiologische verklaring is der lensafwijkingen. Er zijn nog eenige andere bijzonderheden, die onzen aandacht op het mesoderm vestigen. Het is al weder het zelfde geval van ectopia lentis et pupillae, waarbij mij de zeer merkwaardige structuur van de iris heeft getroffen. Wat het smalle irisdeel betreft heeft zij iets gemeen met de meeste door mij onderzochte gevallen van korectopie. Er was geen sprake van dat de indruk gewekt werd, dat dit deel hypoplastisch ontwikkeld was, integendeel leek het veelmeer of dit deel in elkaar geplooid en omgevouwen was en daardoor verdikt, geheel in overeenstemming met de waarnemingen van VON HIPPEL. Alleen bij de lichte graden kreeg ik dien indruk niet bepaald, evenmin als bij het onder IV beschreven geval van korectopie eenerzijds, iriscoloboom anderzijds: bij dit laatste kreeg ik den indruk of de oogbekerranden er ternauwernood in geslaagd waren elkaar te vinden, en zij evenals het erover getrokken stroma nog juist aan coloboomvorming ontsnapt waren. Maar ook het breede deel van de iris mag men niet altijd uitgerekt en daardoor a. t. w. hypoplastisch verdund noemen. Juist het meisje met ectopia lentis et pupillae, waarbij ik de membraneuse strengen vond, had een *sterk hyperplastische iris*, die alleen van een melanotische iris verschilde doordat de verrucae, die voor deze laatste als kenmerkend gelden, hier rudimentair aanwezig waren, de trabeculaire structuur was slechts hier en daar aangeduid door aanwezigheid van een massieve voorste grenslaag, de pigmentatie was zóó intensief, dat zelfs de contractiegroeven, die gewoonlijk minder gepigmenteerd zijn, even donker waren als de rest van de iris en dit alles, terwijl de ouders zusters en broer allen een veel mindere nl. een zeer middelmatige, een geringe graad en zelfs een ontbreken van stromapigmentatie vertoonden. De iris had overigens in het geheel niet het karakter van een pupilwaarts gespannen septum, maar was zeer slap. Men kan dus van

deze oogen zeggen, dat zij in allerlei opzichten overmatige mesodermwoekering hebben ondergaan, zich bijv. hierin uitend, dat weefselstrengen, resten van de membrana capsularis en een sterke lamina iridopupillaris, zijn overgebleven met secundaire hyperpigmentatie. Dit geval staat als klinische waarneming niet alleen; tot nog toe heb ik bij verscheidene *gevallen van iriscoloboom geen enkele uitzondering op den regel gevonden, dat als er ongelijke kleur bestond van de iris* (heterochromie), wat nagenoeg steeds het geval was, *het oog met de sterkste afwijkingen ook de sterkste pigmentatie vertoonde*. Het is dus niet zoo dat het abnormale oog achterblijft in ontwikkeling van het mesoderm, integendeel dit laatste is juist sterker ontwikkeld, afgezien van de vraag of dit een primair of een secundair verschijnsel is.

Volgens mijn ervaring komt dus zoowel bij iriscoloboom als bij de combinatie ectopia lentis et pupillae hyperplastisch mesoderm voor. Hoe staat het nu met de ongecompliceerde korectopie? Het eenige bizondere, wat ik heb kunnen vinden is dit, dat de persoon uit den stamboom, die de ergste graad van korectopie had, aan die zijde op één oog sterk gepigmenteerde resten van de membrana capsularis en van de membrana pupillaris, op het andere oog van de membrana capsulopupillaris bezat met rechts onregelmatige zonula Zinnii en licht colobomateuze lensafplatting. Dit pleit voor overmatige mesodermvorming tijdens de ontwikkeling van het oog. In verschillende andere oogen met korectopie vind ik of sterke pupilvliesresten of eigenaardige verhoudingen van de irisstructuur. Het irisgedeelte van de lamina iridopupillaris maakte niet bepaald een hyperplastische indruk, de periferie was eerder ijler dan in normale gevallen en uit het ondiep zijn of zelfs af en toe ontbreken van contractiegroeven mag afgeleid worden, dat hier wel een zekere rekking aanwezig was. Daartegenover staat weer, dat de bloedvaatjes in dergelijke irides dikwijls kurketrekkerachtig geslingerd zijn en dat het peripullaire deel vaak promineert. Men krijgt zoo den indruk alsof er een verschuiving van het mesoderm (irisstroma) pupilwaarts dus naar de richting, waar de embryonale mesodermale weefsels samenhangen, heeft plaats gegrepen, of dat de lamina iridopupillaris, verbonden aan de capsulopupillaris is verschoven, wat tot betrekkelijke rareficatie van de irisperiferie aanleiding geweest is. Voor een dergelijke trekking in de richting van het smalle irisdeel, pleit ook, dat bij flinke graden van korectopie de radiaire peripupillaire voren meer naar het irisstompje dan naar de pupil conver-



geeren en het zou de oorzaak kunnen zijn van een reflectorische hypertonie van den sphincter, waardoor zoowel de nauwe pupil als de krachtige lichtreactie te verklaren zou zijn, evenals dit m. i. het geval is bij een perifeer gelegen voorste synechie, bijv. na perforerende corneaverwonding. Het spreekt vanzelf, dat een eenigermate sterke weefselverplaatsing, zooals die bij flinke graden van korectopie het geval moet zijn, ook zijn gevolgen moet hebben bij de vorming van den kamerbocht, waaruit dan naar alle waarschijnlijkheid het vooruitspringen van den scleraalring en het ontbreken van den limbus verklaard zal moeten worden. Ook de zeer lichte microcornea plana, bij het extreme geval uit mijn stamboom, die verder in de familie niet voorkomt moet zoo wellicht als een secundair verschijnsel worden opgevat.

Mijn waarnemingen bij ongecompliceerde korectopie pleiten er dus meer voor dan tegen, dat er gewijzigde verhoudingen van de embryonale mesodermale weefsels moeten bestaan hebben in den zin eener hyperplasie of onvoldoende of te late resorptie. Begunstigen de overige omstandigheden het ontstaan eener positieve extreme variatie, dus het ontstaan van veel mesoderm als strengen of het lang voortbestaan van deze, dan blijft het niet alleen bij korectopie, maar kunnen ook eenige complicaties volgen en zodoende overgangen tusschen de verschillende soorten van aangeboren oogafwijkingen.

Eindelijk blijft de vraag, waardoor de ongecompliceerde lensectopie ontstaat. Naar analogie van de waarnemingen van sommige onderzoekers bij ectopia lentis et pupillae en bij colobomen van de lens, ligt het voor de hand, dat ook hier aan strengvormingen gedacht werd (HESS e. a.). Ik kan op grond van mijn klinische waarnemingen weinig tot de oplossing van dit vraagstuk bijdragen. Ik zag slechts vier gevallen: het merkwaardige was, dat bij allen de lens ietwat naar boven gesubluxeerd was, zij het ook in verschillende richting, verder dat zij kleiner boller en opalescenter was dan een normale lens, dat een van de acht oogen benedenwaarts gerichte lenscolobomen vertoonde, dat de zonula overal zichtbaar was. In het tweede geval bestond *vloeibaar glasvocht* (ontwikkelingsstoornis van dit weefsel?) en was de *pupil* door *midriatica* bijna *niet te verwijden*. Dit laatste kan een gevolg hiervan zijn dat de dilatator slecht ontwikkeld was, of dat de atropine in de dikke structuurlooze bruine iris onvoldoende binnendrong of doordat de iris te plomp was en daardoor mechanisch de verwijding bemoeilijkte. In het derde geval bestond een stoornis in de vorming van de voorste oog-

kamer, welke ik heb toegeschreven aan een disharmonie tusschen iris- en cornea aanleg. Ik ben in de litteratuur een dergelijke waarneming van *vergroeiingen van een niet troebel hoornvlies met de voorste grenslaag van de iris* niet tegengekomen.

Het geval is des te meer opmerkelijk, daar de vorming van de voorste oogkamer normaliter in de periferie begint. In hetzelfde geval kwamen achter de lenzen meer dan gewone resten van de arteria hyaloïdea persistens voor. Van bindweefselstrengen was in geen dezer oogen iets te vinden. De ectopische lenzen blijven feitelijk wat vorm betreft, in een foetaal stadium. Ik acht het niet bewezen, dat aan alle lensectopievormen abnormale merodermstrengen ten grondslag zouden liggen, waardoor de lens zijn groei rondom zou moeten hebben beperkt, immers de bolle vorm is bij normaal accomodatievermogen niet aan gebrek aan trekken der zonula toe te schrijven en bij bovengenoemde hypothese is het bevreemdend dat de zonulavorming in vele gevallen toch in 't geheel niet zou zijn gestoord. Het zou ook mogelijk kunnen zijn, dat de primaire stoornis vaak in de lens zelf gelegen is, dat zij uit gebrek aan normale groeikracht klein blijft, corpus ciliare en iris er niet concentrisch omheen groeien, met het dichtstbij gelegen deel van ora serrata en 't corpus ciliare normale zonulaverbindingen bestaan en dat deze zonulavezels naar de zijde van het zich verwijderende deel van het corpus ciliare worden uitgerekt. De primaire stoornis zou natuurlijk ook in een ongeproportioneerde ontwikkeling van de zonula kunnen liggen. Dit blijft alles hypothese <sup>1)</sup>.

<sup>1)</sup> Tegenstrijdigheden en niet verklaarde vondsten spelen op dit terrein nog een te grooten rol. Ik wil hier bijv. herinneren aan hetgeen FUCHS en SEEFELDER in enkele hunner anatomisch onderzochte gevallen hebben gevonden nl. een overal abnorm naar achteren gericht zijn van de processus ciliares. FUCHS meent dat de zonulavezels dikwijls zwak ontwikkeld zijn en gedeeltelijk ontbreken. Hij vond in een geval de lenskapsel verdikt. Dat kleinheid en bolheid van de lens daarom alleen niet op een primaire lensstoornis behoeft te berusten, bewijst mijn geval van ectopia pup. et lentis, met strengvormingen.

Wel heeft de vergelijkende ontwikkelingsleer onze kennis over de verhoudingen van oogbeker- en lensontwikkeling verrijkt, maar wij doorzien nog niet alles, al weten we thans, dat bij een groote reeks van dieren de ontwikkeling der lens duidelijk afhankelijk is van die van den oogbeker (niet omgekeerd!) en dat de zoogdierembryonen zich van alle andere onderscheiden, door een tijdelijk onderbreken van het contact tusschen oogblaas en ectoderm, dat voor de lensvorming van zooveel belang is; omdat zich hier mesodermcellen tusschen dringen. Ook ontstaat alleen bij zoogdierembryonen een vaathoudende-lenskapsel. Stoor-

Tenslotte wil ik eindigen met nogmaals naar voren te brengen, dat mede uit mijn onderzoek wederom gebleken is, hoe naar alle waarschijnlijkheid vele, zoo niet de meeste ectopievormen aan eigenaardige kiem-plasmaconstellaties te danken zijn, dat ieder dezer typen, zoowel afzonderlijk als gecombineerd verschillende erfelijkheidsvorm te zien kan geven; dat ze nl. wel in hoofdzaak of een dominant of een recessief karakter dragen, maar dat het omgekeerde bij uitzondering ook het geval kan zijn. Waar het nu het meest waarschijnlijk is te achten, dat een recessief kenmerk, dat klinisch en anatomisch voorloopig niet van hetzelfde domineerend kenmerk te onderscheiden is, toch berust op een wezensverschil in de kiem, zoodat de met de latere eigenschap corresponderende factor (geen) in het eene geval een andere is dan in het andere geval en waar bij de ons bezig houdende kenmerken (de bekendste congenitale anomalieën van het oog) de formeele genese door de eenē groep van onderzoekers gezocht wordt in het mesoderm, door de andere in het ectoderm, lijkt het mij niet onmogelijk dat hier een *verzoe-ning* tot stand is te brengen, *door aan te nemen, dat ook werkelijk het aangrijpingspunt der verschillende factoren in deze verschillende embryonale weefsels, zelfs in verschillende onderdeelen dezer weefsels kan liggen.* Het eindresultaat kan in beide gevallen hetzelfde zijn, omdat ook bij een primaire ectodermale stoornis een secundaire mesodermwoekering ontstaat. Mocht in deze voorstelling een kern van waarheid liggen, dan hebben wij toch nog slechts zeer weinig doorzien, van het ingewikkeld erfelijkheidsprobleem, dat aan al deze verschijnselen ten grondslag ligt, want wij zijn er dan nog ver van verwijderd, dat wij het aantal factoren zouden kennen, dat tijdens de ontwikkelingsprocessen zijn werking ontvouwt en hun volgorde beheerscht, laat staan de redenen, die alle variabiliteitsverschijnselen, ten opzichte van localisatie, intensiteit, disharmonische complicaties en eventueele correlaties of koppelingen met andere kenmerken bepalen.

nissen in het normale verloop in den zin van vertraging van het contact enz. enz. kan m.i. onberekenbare gevolgen hebben (W.). Bij een belangrijke graad van ectopia lentis, waarbij de lens gedeeltelijk langs het corpus ciliare geschoven is (Fig. VII. O.D. Fig. XII O.D.S.) of tot dichtbij de ora serrata moet reiken (Fig. VI O.D.S.) kan de zonula en wat daarmee samenhangt onmogelijk normale verhoudingen bieden. Toch is het merkwaardig, hoe stevig de lenzen, bij subluxatie naar boven bijv., gefixeerd zijn. Waar in het ondergedeelte fijne zonulazezels aanwezig zijn krijgt men dan ook meer den indruk, dat de lens verplaatst is door een fixatie dan door een groeibelemmering en wegduwing. Nader anatomisch onderzoek dezer gevallen is broodnoodig.

## SUMMARY

1. Contrary to the usual experience that the uncomplicated ectopia of the pupil of the human eye is unilateral and non-hereditary, this article is the first to show a pedigree in which 15 persons in 4 generations possess the character bilateral.
2. This ectopia behaves as a dominant unitcharacter, without sex-preference.
3. The direction of the ectopia is the same with all members of the family, namely, upward-inward (idiotypic).
4. As to the paratypic (fluctuating) variability we see different graduations, from scarcely abnormal to the highest degrees. Most cases were correlated with narrowness of the pupil, structural changes in the iris, strong rests of membrana pupillaris and the absence of a limbus. In only one case there was a very slight microcornea plana on both eyes and a slight coloboma of the lens on one eye with pigmentation of the membrana capsulopupillaris.
5. The character is independent of the colour of the iris and of refraction anomalies.
6. Contrary to what has been the outcome of the majority of the cases, hitherto published, about the dominant hereditary character of the uncomplicated ectopia of the lens, it was recessive in the three families in which the author met with the character.
7. To all probability the aetiology of these cases of ectopia of the lens must lie in the germplasm because the first family shows consanguinity, the second racecrossing of the parents and in the third family a brother and sister both show the phenomenon.
8. In accordance with the result of the study of the literature that the combination of the ectopia pupillae et lentis bears a recessive character, the author publishes a case, whose germinal aetiology has been made probable by the occurrence of a case of unilateral microphthalmia in the same family.

9. To prove further the connection between ectopia of the pupil and other congenital anomalies of the eye, a case is described of strong downward ectopia of the pupil on one eye and slight downward ectopia with coloboma of the iris on the other eye.
10. In all cases of ectopia of the lens the latter seemed to be smaller and more bulging than the normal lens (microphakia); and showed small opacities. It was transparent but more opalescent than the normal lens in one case of hereditary corectopia, two cases of uncomplicated ectopia of the lens and one case of ectopia lentis et pupillae.
11. Slight coloboma of the lens was found in one eye with hereditary corectopia and in one eye with uncomplicated ectopia of the lens. In the author's cases there was no connection between coloboma of the lens and absence of fibres of the zonula Zinnii or between normal lens and presence of these fibres.
12. The author reviews the theories explaining the bestknown congenital anomalies of the eye (f. i. aniridia, coloboma of iris and lens, ectopia of pupil and lens). Whereas of late the original mesodermal theory for explaining the first group has been substituted by the ectodermal theory, Hess' theory that abnormal embryonic mesoderm impedes the normal process of growth is still accepted by the majority of investigators for the explanation of the ectopias. A contribution is given in favour of Hess' theory by the author's case of ectopia of the pupil and lens, where really mesodermic membranous fibres along the pupillar border could be clinically demonstrated. The special importance of the mesoderm has been proved by the pigmented rests of the membrana capsularis and capsulopupillaris in this case and in a case of uncomplicated corectopia and by the presence of hyperplastic mesoderm in many eyes with congenital anomalies, seen by the author.

The formal genesis of uncomplicated ectopia of the lens has not yet been elucidated. A curious case is described with peripheral synechiae between cornea and iris.
13. In literature we meet with the following contradictory facts: a. clinical experience on pedigrees shows a different behaviour as to dominance and recession of apparently the same character; b. anatomical investigation of eyes with congenital anomalies showed that sometimes the primary irregularity was found in the ectoderm, so-

metimes in the mesoderm. The author explains this by the following hypothesis; the germinal factor really can act in different tissues. The clinical result is the same whether we have to do with a primar ectodermal or mesodermal abnormality, but the genotypic difference may manifest itself by a different hereditary behaviour. As yet nothing is known about other genotypic or paratypic influences on the dominant or recessive behaviour or the variability of the abovementioned characters nor of coupling phenomena.

---

## LITTERATUURLIJST

- ABELSDORFF, Kl. M. f. A. 59. 151. 1917.  
 ADAMS, Ophth. Rev. 1919. 213.  
 ANTONELLI, Ann. di Ott. 1893, 22. 144.  
 BAAS, Klin. M. f. A. 1893. 297.  
 BACH, Z. f. Aug. 1901. VI. 359.  
 BAHR, Klin. M. f. A. 1914. 52. 129.  
 BAILLART en DEHENNE, An. d'Ophth. 31. 476.  
 BARRETTO, 1900. 13e congr. intern. de med. Paris.  
 BERGMEISTER, Z. f. Aug. 1919. 51. 82.  
 BEST, Arch. f. Ophth. 1894. 40. 4. 198.  
 BREITBACH, Schmidt Jahresber. 180, 53. Nagels Jahresber. 1897.  
 BRESGEN, Centr. f. Aug. 1879. 104.  
 CHARLES, J. of Ophth. 1905. 131.  
 CISSEL, Kl. M. f. A. 1890.  
 DOMIANOS, Beitr. z. Aug. 1898. 3. 812.  
 EHA, Diss. Tübingen 1902.  
 FAITH, Ophth. Lec. 1906. 455.  
 FILATOW, Zie Peters.  
 FRICKHÖFFER, Diss. Bonn. 1880.  
 FRIEDE, Kl. Mon. f. A., 1922, 69. 561.  
 FUCHS, Kl. M. f. A. 1920. 64. 1.  
 VON GRÄFE, Arch. f. Ophth. 1856. 2. 250.  
 GRIFFIN—LEWIN, Arch. f. Aug. (Eng. uitgave) 1906. 38.  
 GROB, Zie Peters.  
 HESS, Gr. Sämisch. Handb. d. ges. A. 1911. II. 9. 285.  
 VON HIPPEL, v. Gr. Arch. 51. 132. Gr. S. Handb. 2e Aufl. Kap. IX § 15 enz.  
 HEYL, Ann. d. Oc. 1877. 295.  
 VAN DER HOEVE, N. T. voor Gen. 1912 II. 639.  
 HUBBELL, Ophth. Rec. 1906. 455. 477.  
 KEYSER, Med. and surg. Rep. Jan '74.  
 MACNAUGHTON, Nagels Jahresber. 1881. Doubl. J. of med. s. 1879. 67. 102.  
 MANZ, Gr. S. Handb. d. ges. Aug. 1e Aufl. II. Abt. II. 1876.  
 MARLOW, Arch. of Ophth. 32. 5.  
 MEISSNER, Arch. f. Aug. 1920. 85. 222.  
 MOOREN, Ophthalm. Betracht. 122.  
 MORTON, Brit. med. J. 1904 Ophth. Soc. 19 Mrt.  
 MULES, Ophth. rev. 1883.  
 NIEDEREGGER, Kl. M. f. A. 1920, 64. 811.  
 PARKER, Die ophth. Klin. 1898. 3. 61.  
 PATON, Ophth. Rec. 1904. 180.  
 PETERS, Die angeb. Fehler und Erkrankungen des Auges 1909.  
 PINCKARD, Ref. Zentralbl. f. A. 1901.  
 PUFAHL, Centr. f. prakt. A. 1879. 3.  
 SCHAUMBERG, Diss. Marburg, 1882.  
 SCHWARZ, Schmidts Jahresb. 37. 327.  
 SEEFELDER, Z. f. Aug. 1911. 25. 253. v. Gr. Arch. 1909. 70. 65. L. v. O. Erg. d. allg. Path. 1910. 1912.  
 SIEMENS, v. Gr. Arch. 1920. 103. 359.  
 SOUS, Ann. d'Oc. 1895, 114. 390.  
 SPIECE, Am. Journ. of O. 1918. Sept. 68.  
 STARKEY, Die ophthl. Klin. 1898. 3. 61.  
 STREBEL, Arch. f. Rass. u. Ges. biol. 1913. 10. 470.  
 STREBEL en STEIGER, Arch. f. A., 1915. 78. 208.

- |  |  |
|--|--|
| TERRIEN en HUBERT, Rec. d'Ophth.<br>1906. 721. | WICHERKIWICZ, Arch. f. Aug. 1888. 34.<br>38.                         |
| USHER, Brit. J. of Ophth. 1921. Juli<br>289.   | WILLIAMS, Trans. Amer. Soc. 1875.<br>291.                            |
| VOGT, Zeitschr. f. A. 1905. 14. 153.           | WOLFRUM, Arch. f. O. Bd. 90.   |
| WAARDENBURG, Genetica 1919. 209.               | WORDSWORTH, Lancet Jan. 1878.  |
| WESSELY, Arch. f. Aug. 85. 63.                 | WORTH, Ophth. rev. 1914. 151.  |
| WESSELY, Arch. f. Aug. 65. 3. 295.             | YANE, Nippon Gangakai Zashi 1921<br>Ref. Kl. M. f. A. 1922. 68. 262. |
-



## HET NIEUWSTE WERK VAN ARNOLD PICTET OP HET GEBIED DER CAUSALE GENETICA

door Dr. J. A. BIERENS DE HAAN

De bedoeling van dit artikel is, de aandacht te vestigen op het experimenteel genetisch werk van een man, die naar het mij toeschijnt in ons land niet zoo bekend is als hij wel verdient, waarschijnlijk omdat hij zijne resultaten publiceert in tijdschriften, die bij ons niet of slechts moeilijk te vinden zijn en zeker niet geregeld in handen komen van hen, die zich voor zulk werk zouden interesseeren. Temeer is dit jammer, daar het arbeidsterrein van den bedoelden onderzoeker, den Geneefschen entomoloog ARNOLD PICTET, niet uitsluitend beperkt is tot het analytisch erfelijkheidsonderzoek, maar zich ook uitstrekt over de bij ons wel wat verwaarloosde causale genetica, d. i. het onderzoek naar de oorzaken die het phaenotype al dan niet erfelijk beïnvloeden en veranderen. Over zijn onder de eerste catagorie vallende werk wil ik het hier thans niet hebben (slechts vermeld ik terloops zijn onderzoekingen over de erfactoren van *Cavia*, in samenwerking met Mlle FERRERO gedaan, zie Litt. no I), maar mij bepalen tot de tweede catagorie, en daaruit zijn nieuwste werk bespreken over het onderdrukken der winterrust bij rupsen, den invloed van abnormaal voedsel en het verwekken van geografische rassen bij vlinders.

Allereerst dan zijn proeven over het onderdrukken der winterrust bij *Porthesia similis* en eenige andere vlindersoorten. (Litt. no. III).

De rupsen van dezen vlinder vormen in het najaar een kleinen voorloopigen cocon, slechts in afmetingen verschillend van dien waarin zij hun poptoestand doorbrengen, ondergaan daarin eene (4e) vervelling, en verlaten dien cocon in het voorjaar om hunne verdere ontwikkeling te doorloopen. Het vormen en verbreken van dien cocon zijn dus duidelijke mijlpalen, om de lengte der overwinteringsperiode aan te me-

ten. Zijn bedoeling was nu te trachten, die winterrust geheel of gedeeltelijk te onderdrukken door de rupsen bij hogere temperaturen te houden, en dan na te gaan in hoever deze biologische verandering eventueel op het nageslacht overging.

Dit onderdrukken der winterrust is uit den aard der zaak niet zoo eenvoudig. Gedurende een groot aantal generaties door de soort uitgevoerd, is deze instinkthandeling als het ware een specifiek kenmerk geworden, evengoed als een vleugelteekening of een aderverloop. Bij vele soorten, vooral die wier rupsen leven op planten met afvallende bladeren, gelukt dit onderdrukken in het geheel niet; bij anderen, waarvan de rupsen leven op coniferen, gramineeën e. d., waardoor zij in den winter ook nog voedsel zouden kunnen vinden, gedeeltelijk, en wel omdat door de grootere plasticiteit van het psychische boven het morphologische op dit gebied nog het eerst aanpassing aan veranderde omstandigheden te verkrijgen is. Eventuele erfelijkheid daarvan zou licht kunnen werpen op het probleem van wat men, niet geheel juist, de erfelijkheid der verworven eigenschappen noemt.

Uit een voorafgaande bestudeering van vier opeenvolgende generaties onder normale omstandigheden (Litt. no. II) was hem gebleken, dat het tijdsverloop tusschen het uitkomen van de rupsen uit het ei en het vormen van den wintercocon gemiddeld 34 dagen duurt, het verblijf in dien wintercocon, dus de eigenlijke winterrust, 229 dagen, de tijd tusschen het uitkomen uit den wintercocon en het vormen van de definitieve pop 72, en het popstadium 21 dagen. Totaal dus 356 dagen. Bij een tweede ( $F_1$ )-generatie, die hij nadat zij hun wintercocon gevormd hadden in een kamer met een temperatuur van 20°C. gehouden had, werd nu de ontwikkeling afgekort tot 288 dagen, voornamelijk doordat de winterrust van 229 tot 165 dagen werd bekort. Een derde ( $F_2$ )-generatie, gesproten uit deze vervroegd uitgekomen vlinders, kwam nu in het warmste deel van den zomer, n.l. in Juni in plaats van September, op het stadium waarop zij hun wintercocon vormen moesten. Bij dezen vond hij nu merkwaardige veranderingen in den ontwikkelingsgang. In de eerste plaats vormden 22 van de 313 exemplaren een normalen (dus vervroegden) wintercocon, de winterrust werd hierin bekort tot 87 dagen, en ook door vervroegde popvorming gevolgd, zoodat de geheele ontwikkeling (het popstadium was iets langer dan anders) tot 251 dagen teruggebracht werd. De groote meerderheid echter (285 ind.) vormden twee achtereenvolgende winterco-

cons, gescheiden door een korte periode van voedselopname van circa 12 dagen, waarbij nog een supplementaire vervelling optrad; de duur der beide winterrustperioden met inbegrip van de daartusschenliggende periode van vernieuwde activiteit was 201 dagen, dus weer vrijwel gelijk aan de normale winterrust van 229 dagen. Tenslotte ontwikkelde zich een kleine groep van 6 rupsen geheel zonder winterrust en zonder vorming van een wintercocon, deze verpopten zich na een rupsenleven van 190 dagen, waardoor de totale ontwikkeling op 218 dagen werd teruggebracht. Op drie verschillende wijzen werd dus door afwijkende ontwikkelingsgang gereageerd op de abnormale omstandigheden: vormen van een verkorte winterrust, van een dubbele winterrust, en van geheel geen winterrust.

Echter gaven nu de meeste dieren blijk van degeneratie en verzwakking, die zich o. m. uitte door het toenemen van het aantal vervellingen zonder toename en zelfs met afname van het lichaamsvolume. De vlinders waren klein, en legden vaak geen of slechts weinig eieren. Het bleek dan ook niet gemakkelijk, dieren in de vierde ( $F_3$ )-generatie op te kweken, en hun sterfte was groot. Zuivere statistische cijfers over het verloop der ontwikkeling in die vierde generatie kon hij daardoor niet geven. Toch bleken bij de ontwikkeling der wederom in verhoogde temperatuur gebrachte nakomelingschap eenige belangrijke feiten. Van de groep met één wintercocon ontwikkelde zich de nakomelingschap voor circa 95 % wederom met één wintercocon, slechts circa 5 % onderdrukte de winterrust geheel. Van de groep met twee wintercocons had de groote meerderheid der nakomelingschap wederom slechts één cocon, slechts een kleine minderheid volgde het voorbeeld der ouders en vormde er twee. Van de groep die zich zonder winterrust ontwikkelde hadden herhaalden dit slechts twee mannelijke individuen, de rest vormden allen weer een cocon. De individuen der  $F_3$ -generatie vertoonden dus de neiging, de afwijkende ontwikkelingsgang der  $F_2$ -generatie te verlaten, en tot de normale ontwikkeling der species terug te keeren. Zoowel de nieuwe eigenschap der dubbele coconvorming, als die van de totale onderdrukking der winterrust gingen bijna geheel in de  $F_3$  verloren, ondanks het bewaard blijven van de verandering in het milieu. Mede in verband met andere resultaten meent PICTET nu, dat de dieren zich aangepast hadden aan de milieuverandering, en daardoor weer tot de normale ontwikkeling konden terugkeeren. Dat enkelen wederom reageerden door dubbele coconvorming

of onderdrukking der winterrust schrijft hij toe aan nog niet voldoende aanpassing, waardoor zij nogmaals reageerden op de abnormale omstandigheden. Van een  $F_4$ -generatie kwam helaas niets terecht.

Dergelijke resultaten kreeg hij nu ook met andere vlinders, n.l. *Lasiocampa quercus* (Litt. no. IV) en *Abraxas grossulariata* (Litt. no. V).

Bij *Lasiocampa* duurt de normale winterrust 6 maanden. Door nu de rupsen by hoogere dan de buitentemperatuur te houden kon die tijd verkort worden, en de rupsen die uit eieren gesproten waren, gelegd door vlinders die in deze P-generatie de kortste rust doorgemaakt hadden, werden (als  $F_1$ -generatie) wederom voor de koude beschermd. Een klein deel (3,4 %) dier rupsen ontwikkelden zich nu zonder winterrust, 16,7 % met een winterrust van 1 maand, 33,5 % met een rust van 2 maanden, en 33,2 % met een rust van 3—5 maanden. Uit die rupsen zonder winterrust werd een  $F_2$ -generatie gekweekt; hierbij, evenals in de op gelijke wijze uitgezochte  $F_3$  en  $F_4$ , nam het aantal van hen die hun winterrust bekortten, steeds toe. In de 6e generatie ( $F_5$ ) ontwikkelden zich bijna allen zonder winterrust. Toch zag men ook hier steeds weer een aantal terugkeeren tot langere winterrust, het was dus niet mogelijk het verschijnsel te fixeeren, hoewel de veroorzakende milieu-verandering bewaard bleef. Ook bij deze proeven traden eerst weer degeneratieverschijnselen op als grootere sterfte, afname van de grootte van rupsen en vlinders, enz. Na de derde generatie verbeterde dit, ook werd in de  $F_4$  het aantal vervellingen weer normaal. Hij besluit daaruit, dat na de 3e generatie *Lasiocampa* geadapted is aan de nieuwe omstandigheden, temeer daar dan ook weer de verkorte winterrust gecompenseerd werd door een verlengd popstadium, waardoor het uitkomen van ongeveer de helft der vlinders op normalen tijd plaats had.

Ook bij *Abraxas* gelukte het, gedurende 4 generaties de winterrust te verkorten. Bij de  $F_5$ -generatie keerde de normale ontwikkelingscyclus weer op, ondanks het voortduren van de abnormale omstandigheden.

Merkwaardig waren de resultaten van zijn proeven met veranderd voedsel (Litt. no. II en VI). *Abraxas grossulariata* voedt zich normaal met aalbesbladeren. Werde de rups nu op *Evonymus japonicus* gekweekt dan traden na de eerste generatie pigmentveranderingen op de vleugels der vlinders op, zich uitend in verbleeking der kleuren en verandering van het patroon, die gepaard gingen met andere op verzwakking wijzende kenmerken als vermeerdering van het aantal ver-

vellingen, afname van de grootte, enz. Deze eigenschappen bleven bestaan tot in de  $F_3$ , maar verdwenen weer in de  $F_4$ , ondanks de voortzetting van het ongewone régime, evenals (overigens niet zeer groote) veranderingen in den duur der verschillende ontwikkelingsstadia, die bij dit dieet optraden.

Trouwens reeds vroeger had hij dergelijke resultaten gekregen bij *Lymantria dispar*, door de rupsen gedurende vier generaties te voeden met noten- in plaats van de gewone eikenbladen. Ook hier kreeg hij albinisatie der vlinders, vermindering der afmetingen en algemeene degeneratie (de verzwakking der dieren was zoo sterk, dat hij een der generaties weer het normale voedsel geven moest om de proeven te kunnen voortzetten). Na drie generaties bleek de adaptatie aan het nieuwe voedsel voltooid en namen de nakomelingen het normale uiterlijk der P-generatie weer aan. Ook voeding met coniferen gaf soortgelijke resultaten, waarop ik echter niet nader in wil gaan.

Tenslotte dan zijn proeven tot het verwekken van geographische rassen. (Litt. no. VII). Daartoe onderwierp hij poppen en rupsen van een aantal vlindersoorten uit Genève aan een of meer factoren van het klimaat van vreemde landen, als koude, warmte, vochtigheid, droogte, ander voedsel. Hij zag dan dat de daaruit komende vlinders geheel of gedeeltelijk de eigenschappen van verschillende geographische rassen aannamen. Zoo kreeg hij b.v. van *Lasiocampa quercus* de rassen *sicula*, *catalaunica*, *laponica*, *callunae*, enz. Deze invloeden waren niet slechts physiologisch (pigment-verandering), maar ook morphologisch (veranderingen van schub- en zelfs vleugelvorm). Terwijl echter de echte geographische rassen erfelijk zijn (het echte *sicula*-ras behield in Genève gedurende 5 generaties zijn speciale kenmerken), waren deze experimenteele geographische rassen het niet, hoewel soms de nieuwe eigenschappen een zwakke neiging tot persistentie vertoonden na het ophouden der experimenteele beïnvloeding. Het ligt dus voor de hand aan te nemen, dat in de vreemde streken in den loop van vele generaties bereikt is, wat een inwerking gedurende een of twee generaties niet-bereiken kon, n.l. fixeering van het ras-karakter. De werking van bepaalde invloeden gedurende meerdere generaties zou dus doordringen tot het kiemplasma, wat in een of twee generaties niet het geval is. Als dat zoo is, heeft men hier een voorbeeld van den directen invloed van uitwendige omstandigheden op het organisme (het z.g. principe van GEOFFROY ST. HILAIRE).

Kan men nu, en dat is theoretisch het meest belangrijke van deze proeven, in dit alles een bewijs zien van de niet-erfelijkheid van verworven eigenschappen, zooals PICTET zelf dat doet? (Litt. VIII—X) Ik geloof dat hij daarmee zijn boekje wel wat te buiten gaat.

Het is met die vraag naar de erfelijkheid der verworven eigenschappen eenigszins zonderling geloopt. Oorspronkelijk nam men algemeen aan, dat tijdens het leven verworven eigenschappen op het nakroost overgaan, en dit geloof was zoo algemeen, dat LAMARCK in zijn *Philosophie zoologique* het als een stelling poneert, die geen verdere bewijsvoering behoeft. Ook DARWIN was er van overtuigd, dat verworven eigenschappen overerven. Slechts begon men in zijn tijd meer te preciseeren, wat onder „verworven eigenschappen” eigenlijk te verstaan was, en begreep, dat verminkingen niet onder dat begrip vallen. DARWIN wist dat bij hondenrassen, waarbij steeds de staart afgesneden werd, toch steeds weer jongen geboren worden met normaal gevormde staarten, terwijl BUFFON nog dacht dat een in Napels en Rome voorkomend ras van honden zonder staart het gevolg zijn zou van een lang volgehouden mode van staartafkappen. Men heeft hierdoor ingezien, dat niet alle bij de ouders opgetreden veranderingen op de kinderen overgaan, maar dat slechts de aanpassingen aan milieuveranderingen variaties geven, waarvan overdraging op de nakomeling-schap mogelijk is. Dit paste echter niet in de leer der Neo-Darwinisten, vooral niet in die van WEISMANN, met zijn scherpe tegenstelling tusschen soma en kiemplasma, en even aprioristisch en onbewezen als een vroeger geslacht de erfelijkheid der verworven eigenschappen aannam, even aprioristisch en onbewezen werd deze nu gelooschend. Daarbij draaide men de zaak om en zeide: Bewijs maar eens dat ze overerven!, vergetend dat bewijsvoering ten laste komt van den beschuldiger, waardoor het eigenlijk de taak der ontkenners was te bewijzen, dat die aanpassingen het niet doen. Nu zullen beide bewijzen moeilijk te leveren zijn: zelfs wanneer het gelukt een voorbeeld te geven van een individueele adaptatie, die niet op het nageslacht overgaat, dan bewijst dat nog niets tegen positieve gevallen van overerving, evenmin als het feit dat er duizend dieren op te noemen zouden zijn die niet vliegen, bewijst dat dieren nooit vliegen kunnen. Omgekeerd kan men bij het aantoonen van een geval van zulke erfelijkheid altijd tegenwerpen, dat tegelijk met den prikkel een beïnvloeding van het kiemplasma plaats gehad heeft, dan wel dat een latent

rustende potentie door den uitwendigen prikkel geactiveerd geworden is.

Maar om nu tot PICTET's proeven terug te keeren, het ligt m. i. voor de hand dat deze tegen erfelijkheid van adaptaties niet veel bewijzen. De winterrust is een gedurende vele generaties gefixeerde instinkt-handeling, die opgewekt wordt door verschillende uit- en inwendige factoren, waarvan de toenemende koude een gewichtige, maar niet de eenige is. Dat deze niet de eenige is blijkt ten overvloede nog uit het feit, dat *Abraxas* in Genève zijn winterrust al begint in het einde van Augustus, wanneer dus de zomerwarmte nog niet is afgenomen. Nu heeft PICTET door het plotseling wegnemen van die ééne factor de dieren geheel uit het normale milieuverloop van de species gebracht, en hun lichamelijk en daardoor waarschijnlijk ook hun psychisch evenwicht heftig gestoord. Het gedeeltelijk onderdrukken der winterrust gaat dan ook gepaard met allerlei pathologische storingen, zooals wij boven zagen. Geen wonder, wat zooveel duizenden generaties voorheen deden, leert de soort maar niet een-twee-drie af op commando van den experimenteerenden mensch! Na enkele generaties wordt het evenwicht weer in zooverre hersteld, dat de normale ontwikkelingsgang weer plaats vindt; er is dus blijkbaar niet op de veranderde omstandigheden gereageerd met verandering van den ontwikkelingsgang, in den zin dat de winterrust verdwijnen ging, maar de organismen hebben den schok van het experiment weerstaan, en keeren weer in oude banen terug. Zou PICTET misschien meer succes geboekt hebben, als hij zijn proeven langzamer gedaan had, d. w. z. het experiment over meer generaties verdeeld? Het lijkt mij niet onmogelijk. In de natuur veranderen de omstandigheden ook niet zoo vlug, dat een soort zich in twee of drie generaties zoo ingrijpend moet veranderen. In elk geval bewijst het terugkeeren tot de oude ontwikkelingsgang niets tegen de mogelijkheid van adaptatie, nog minder tegen erfelijkheid daarvan.

Ja, zelfs zou men uit de besproken proeven aanwijzingen vóór die erfelijkheid kunnen vinden <sup>1)</sup>. Indien namelijk geographische rassen spoedig ontstaan, maar pas na inwerking gedurende vele generaties erfelijk gefixeerd zijn, moet er in die voorafgaande generaties toch iets veranderen, waardoor tenslotte die beïnvloeding van het kiemplasma bereikt wordt, en deze verandering moet overerven. Ook is b.v. de aanpassing aan het vreemde voedsel niet in die albinisatie- en degenera-

<sup>1)</sup> De lezer weet dat PICTET vroeger (1911) zijn resultaten nog interpreteerde als voorbeelden van die erfelijkheid.

tieverschijnselen te zoeken, maar in het feit dat de 4e generatie de rupsen ondanks het vreemde voedsel goed gedijen en zich normaal ontwikkelen. Deze aanpassing behoeft niet opnieuw in de  $F_5$  en verder verworven te worden, maar blijft daar behouden, en in dit behouden blijven der aanpassing zit een erfelijkheidsmoment. Ik geef toe dat dit alles niet onaanvechtbaar is, maar toch lijkt mij alles samengenomen dat hier meer op *wel* dan *niet* erfelijkheid van aanpassingen wijst. PICTET heeft in de eerst optredende, meestal pathologische veranderingen, ten onrechte adaptaties aan den nieuwen toestand willen zien.

Hoe dit ook zij, het lijkt mij dat PICTET's belangrijke resultaten vooral deze beteekenis hebben, dat zij verdere onderzoekers zullen doen waken, voor aanpassing te houden wat het blijkbaar nog niet is, en voorts geduld zullen leeren bij hun streven, adaptaties aan milieu-veranderingen te verwekken. Het is te hopen, dat PICTET met zijn groote experimenteel-entomologische ervaring, zijn experimenten nog eens in deze richting sturen zal.

#### LITTERATUUR

- I. ARNOLD PICTET et Mlle A. FERRERO. Recherches de Génétique dans des croisements de Cobayes.  
C. R. de la Soc. de phys. et d'hist. nat. de Genève 1921—1922.
- II. ARNOLD PICTET. Observations biologiques sur *Porthesia similis* Fuessl. pendant quatre générations.  
Bull. de la Soc. lépidopt. de Genève IV. 1921.
- III. id. Expériences de Génétique avec *Porthesia similis* et d'autres Lépidoptères. *ibid.* IV 1921.
- IV. id. Recherches expérimentales sur l'hibernation de *Lasiocampa quercus*. *ibid.* II 1913.
- V. id. Observations biologiques et recherches expérimentales sur l'hibernation d'*Abraxas grossulariata*. *ibid.* III 1916.
- VI. id. Recherches expérimentales sur l'adaptation de *Lymantria dispar* aux conifères et à d'autres essences. Bull. de la Soc. entom. Suisse XIII 1919
- VII. id. Sur l'origine de quelques races géographiques de Lépidoptères.  
Arch. des sciences phys. et nat. XLIII 1917.
- VIII. id. Action du milieu et hérédité.  
C. R. de la Soc. de phys. et d'hist. nat. de Genève 1921.
- IX. id. Recherches démontrant la non-hérédité des caractères acquis. *ibid.* 1920.
- X. id. La génétique expérimentale dans ses rapports avec la variation et l'évolution.  
Arch. de la Soc. Helvétique des Sciences Nat. 1922.



# DIE ERBLICHKEIT DER TRUNKSUCHT IN DER FAMILIE X

von

H

PROF. DR. H. M. KROON, TIERÄRZTLICHE HOCHSCHULE, Utrecht

(mit einem Stammbaum)

Obgleich ich mich als Zootechniker sonst ausschliesslich mit dem Studium der Erbllichkeit der Eigenschaften der Haustiere beschäftige, wage ich es trotzdem, einige Mitteilungen auf dem Gebiete der Eugenetica zu machen und zwar die Trunksucht beim Menschen betreffend. Zu dieser Untersuchung bin ich gekommen, weil ich schon Jahre, bevor noch die Resultate der Mendelschen Forschungen mehr allgemein bekannt wurden, ein Ehepaar kannte, von dem sowohl der Mann, wie die Frau absolut frei van Trunksucht waren, die aber trotzdem mehrere Söhne hatten, die trunksüchtig waren, während die Töchter ganz frei davon waren. Unter den Söhnen dieser Töchter kam wieder Trunksucht vor, während alle Töchter wieder frei davon waren. Dieser Umstand hat schon damals sehr meine Aufmerksamkeit erregt und oft habe ich darüber nachgedacht. Ich versuchte deswegen, von dieser Familie einen Stammbaum zu entwerfen und es gelang mir in der Tat, einzelne auf einander folgende Generationen ziemlich vollständig zu registrieren.

Die meisten in Frage kommenden Personen habe ich selbst beobachtet, so dass meine Angaben nur zum kleineren Teile von Anderen vervollständigt werden mussten. Es versteht sich, dass ich mich bemüht habe, nur von ganz zuverlässigen Mitteilungen Gebrauch zu machen.

Es war stets leicht fest zu stellen, ob Trunksucht vorhanden war oder nicht, bei Trunksüchtigen waren die Symptome immer so deutlich, dass man diese nicht übersehen konnte.

In erster Linie wünsche ich darauf hin zu weisen, dass diese Form der Trunksucht von einem inneren Faktor und nicht von äusseren Faktoren abhängt. In der von mir untersuchten Familie kommen Intel-

lektuelle, Akademiker, Offiziere, Lehrer, weiter Kaufleute, Grosskaufleute, Landwirte, Gärtner und Arbeiter vor, die z. T. in Holland, z. T. in Indiën oder anderwärts lebten. Unter ihnen gab es sowohl Stadtbewohner wie Bewohner des platten Landes, Wohlhabende sowie ärmere Leute, sodass wir sagen können, dass die äusseren Umstände sehr verschieden waren und dennoch die Trunksucht in allen Kategorien vorkam. Ich bin dadurch überzeugt worden, dass äussere Umstände auf die mehr oder weniger starke Ausbildung der Eigenschaft nur geringen oder gar keinen Einfluss ausüben. Allein meine ich, in einzelnen Fällen beobachtet zu haben, dass der Intellekt im Stande ist, die Trunksucht zeitlich, bisweilen sogar sehr lange, zu unterdrücken. So beobachtete ich sogar einen Fall der Unterdrückung nahezu bis zum fünfzigsten Lebensjahre, während dann die Trunksucht dennoch durchbrach. Bei einer anderen Person hingegen liess sich die Eigenschaft grade im späteren Alter nicht mehr nachweisen während diese in seinen jüngeren Jahren ziemlich stark in den Vordergrund trat.

Dies alles weist auf eine erbliche Anlage als Ursache der Trunksucht hin.

Ich teilte schon mit, dass bei Mitgliedern der Familie, die Trunksucht entweder deutlich auftritt oder absolut fehlt. Zwischenformen, Uebergänge, kommen nicht vor. Hieraus kann man schliessen, dass wir es nicht mit einer intermediären Vererbungsweise, einer sogenannten *Mirabilisform* des Mendelns zu tun haben, denn in diesem Falle müssten mehrfach intermediäre Formen vorkommen, Personen also, über deren Trunksucht man im Zweifel sein könnte.

Die ziemlich einfache Vererbungsweise, welche ich unten nachweisen werde, beweist weiter, dass es sich höchst wahrscheinlich um einen einzigen inneren Faktor handelt.

Bei meinen Beobachtungen bin ich ausgegangen von dem Mann und der Frau, Nr. 5 und Nr. 6 des Stammbaums, dem Vater und der Mutter, die selbst frei von Trunksucht waren aber trunksüchtige Söhne hatten. Ich habe erst versucht, deren Eltern und deren Geschwister ausfindig zu machen.

Der Vater und die Mutter des Mannes (Nr. 1 und Nr. 2) waren beide frei von Trunksucht. Diese Eltern hatten sechs Kinder (Nr. 5 bis 11), eine Tochter und fünf Söhne. Die Tochter ist jung gestorben; von den fünf Söhnen war keiner trunksüchtig, sodass wir annehmen können, dass der Vater (Nr. 5) keine Keimzellen, welche einen Faktor für Trunk-

sucht enthielten, gebildet hat. Von der Mutter (Nr. 6) konnte ich auch den Vater und die Mutter ausfindig machen; beide waren nicht trunksüchtig. Diese hatten elf Kinder, von denen ich nur den Sohn Nr. 12 kontrollieren konnte; dieser war ein Trunkenbold und heiratete eine nicht trunksüchtige Frau (Nr. 13). In dieser Ehe wurden geboren eine Tochter und zwei Söhne, von denen einer trunksüchtig war (Nr. 16).

Daraus kann man schliessen, dass in dieser Familie die Trunksucht erblich war und weiter dass die Mutter (Nr. 6), obschon selbst nicht trunksüchtig, Keimzellen liefern konnte, die den Faktor für Trunksucht enthielten. Sie war also nur scheinbar normal, genotypisch aber heterozygot für den Faktor für Trunksucht.

Der Ehe der Eltern Nr. 5 und Nr. 6 entstammten neun Kinder, sechs Söhne und drei Töchter. Von den sechs Söhnen waren vier trunksüchtig und zwei nicht; die drei Töchter waren nicht trunksüchtig. Von diesen Kindern blieb eine Tochter (Nr. 34), obgleich verheiratet, kinderlos und ein nicht trunksüchtiger Sohn (Nr. 36) blieb unverheiratet. Der andere nicht trunksüchtige Sohn (Nr. 21) heiratete eine Frau (Nr. 22), die selbst nicht trunksüchtig war, aber aus einer Familie stammte, in der u. a. ein Bruder (Nr. 25) trunksüchtig war. Wahrscheinlich führte hier also die Mutter wieder einen Faktor für Trunksucht in die Familie ein. Aus der Ehe des also trunkfreien Mannes mit dieser Frau stammten sieben Kinder, vier Söhne und drei Töchter. Von diesen vier Söhnen war nun einer trunksüchtig (Nr. 48), die drei Töchter waren trunkfrei.

Die vier trunksüchtigen Söhne, Nr. 17. 19. 28. und 32, des Ehepaares Nr. 5 und Nr. 6 heirateten jeder mit einer nicht trunksüchtigen Frau. Der eine Nr. 32 bekam zwei Töchter, welche nicht trunksüchtig waren. Eine dieser Töchter Nr. 101 ist wieder verheiratet mit einem trunkfreien Mann Nr. 102, deren Kinder jedoch noch klein sind, sodass nicht zu entscheiden ist, ob die Mutter normal oder nur scheinbar normal ist.

Von den anderen drei trunksüchtigen Söhnen hat einer (Nr. 19) vier Kinder, zwei Söhne (Nr. 2 und 45.) und zwei Töchter (Nr. 44 und 46). Von den Söhnen ist einer, Nr. 42, trunksüchtig, einer nicht, die beide Töchter sind nicht trunksüchtig. Der trunksüchtige Sohn Nr. 42 ist verheiratet mit einer Frau aus einer nicht trunksüchtigen Familie und hat drei Kinder, zwei Söhne (Nr. 104 und 106) und eine Tochter (Nr. 105). Keins dieser drei zeigte Trunksucht.

Eine der Töchter, Nr. 44, ist unverheiratet, sodass nicht entschieden

werden kann, ob sie normal oder nur scheinbar normal ist; die andere Tochter Nr. 46 heiratete einen nicht trunksüchtigen Mann Nr. 47. Dieses Ehepaar bekam drei Kinder, zwei Söhne und eine Tochter. Ein Sohn und die Töchter sind nicht trunksüchtig, ein Sohn (Nr. 108) hingegen wohl. Die Mutter Nr. 46 ist also nur scheinbar normal.

Der dritte trunksüchtige Sohn Nr. 28 des Ehepaares Nr. 5 und 6 heiratete eine normale Frau und hat neun Kinder, vier Söhne und fünf Töchter. Von den vier Söhnen Nr. 74. 77. 83 und 86 sind drei, die Nr. 74. 77 und 83, trunksüchtig und einer nicht. Von den fünf Töchtern zeigt keine Trunksucht. Ein Sohn Nr. 74 ist trunksüchtig, dieser ist verheiratet und hat erwachsene Kinder, zwei Söhne und eine Tochter. Von diesen ist keins trunksüchtig. Verschiedene der anderen Söhne und Töchter des Ehepaares Nr. 28 und 29 sind verheiratet und haben auch Kinder, doch diese sind noch nicht so alt, dass man sagen könnte, ob darunter trunksüchtige vorkommen. Sie liefern deshalb kein Material für unsere Nachforschung.

Der vierte trunksüchtige Sohn Nr. 17 ist auch verheiratet und hat Kinder, aber über diese habe ich nur wenige, zuverlässige Mitteilungen erhalten können. Wohl weiss ich, dass er fünf Söhne und fünf Töchter hat und dass einer der Söhne trunksüchtig ist (Nr. 37).

Von der Töchtern des Ehepaares Nr. 5 und 6, die phaenotypisch keine Trunksucht zeigen, ist eine, Nr. 34, zwar verheiratet, aber kinderlos geblieben.

Eine zweite Tochter (Nr. 26) ist verheiratet mit einem nicht trunksüchtigen Mann und bekam zehn Kinder, sechs Söhne und vier Töchter. Von den sechs Söhnen sind zwei trunksüchtig (Nr. 61 und 65) und vier nicht. Der eine trunksüchtige Sohn blieb unverheiratet, der andere heiratete und bekam Kinder, aber diese sind noch zu jung, um berücksichtigt werden zu können. Genau so liegt der Fall bei den Kindern der trunkfreien Söhne, die verheiratet sind.

Eine Tochter (Nr. 62) ist verheiratet mit einem nicht trunksüchtigen Mann und hat einen erwachsenen Sohn und eine ebensolche Tochter, die beide keine Spur von Trunksucht zeigen. Diese sind beide verheiratet, aber die Kinder sind noch sehr jung.

Die dritte Tochter, Nr. 30, des Ehepaares Nr. 5 und 6 ist verheiratet mit einem nicht trunksüchtigen Mann, in deren Ehe acht Kinder geboren wurden, vier Söhne und vier Töchter. Von den vier Söhnen sind

zwei trunksüchtig (Nr. 96 und 100) und zwei nicht, keine der Töchter zeigt phaenotypisch Trunksucht.

Von den zwei trunksüchtigen Söhnen (Nr. 96 und 100) ist einer unverheiratet und der andere zwar verheiratet, aber kinderlos geblieben. Von den nicht trunksüchtigen Söhnen starb einer unverheiratet, während der andere (Nr. 91), verheiratet mit einer normalen Frau, drei Söhne und eine Tochter hat, alle frei van Trunksucht.

Die Töchter des Ehepaares Nr. 30 und 31 sind alle verheiratet mit nicht trunksüchtigen Männern. Drei von diesen haben ausschliesslich Töchter, eine dagegen zwei Söhne und zwei Töchter. Bei keiner von diesen ist Trunksucht zu bemerken. Die Tochter Nr. 93 ist wieder verheiratet mit einem nicht trunksüchtigen Manne und hat ein Söhnchen, dass jedoch noch sehr jung ist.

In dem zu dieser Mitteilung gehörenden Stammbaum sind die Mitglieder der Familie angegeben mit ♂, und die angeheirateten mit ♀, die heterozygoten Trunksüchtigen mit ♂ oder ♀.

Da keins der ♀ Mitglieder trunksüchtig ist und unter den ♂ wohl solche vorkommen, erweckt es zunächst den Eindruck, dass die Trunksucht eine am männlichen Geschlecht gebundene Eigenschaft (Sex-linked) sei.

Hiermit würde der Fall einer Ehe zwischen einem normalen Mann und einer scheinbar normalen Frau übereinstimmen, in welcher die Söhne zur Hälfte trunksüchtig und zur anderen Hälfte nicht, die Töchter hingegen nicht trunksüchtig, aber zur Hälfte nur scheinbar normal seien. Dieses können wir mittels der folgenden Erbformel veranschaulichen:

FF = weiblich. Ff = männlich. N = normal. n = trunksüchtig.

P.: ♂ FfNn × ♀ FFNn

F1:	FfNn	Ffnn	FFNN	FFNn
	(normaler Mann)	(trunksüchtiger Mann)	(normale Frau)	(scheinbar normale Frau)

Bei Sex-linked-Vererbung wird jedoch eine Ehe zwischen einem trunksüchtigen Vater und einer normalen Mutter nur Kinder geben können, welche nicht trunksüchtig sind.

P:	Ffnn	×	FFNN
F1:	FfNn		FFNn
	(normaler Mann)		(scheinbar normale Frau)

Im Stammbaum der Familie X kommen vier Fälle vor, in denen trunksüchtige Väter verheiratet mit normalen Frauen trunksüchtige Söhne haben. Dies würde nicht der Fall sein können, wenn die Trunksucht am Geschlecht gebunden wäre, wie z. B. Farbenblindheit und Haemophilie beim Menschen oder die Goldfarbe bei einzelnen Hühnerrassen. Durch Annahme des Sex-linked-Seins lässt sich also die Art der Vererbung der Trunksucht nicht erklären.

Es hat den Anschein, alsob wir es hier mit dem zu tun haben, was MORGAN „Sex limited“ genannt hat, also mit einem vom Geschlecht beschränkten Faktor, mit einem jener Faktoren, die, wie SIRKS es in seinem Buch „Handboek der Algemeene Erfelijkheidslcer“ ausdrückt: „in der Ausübung ihrer Wirksamkeit vom Geschlecht des Individuums, in dem sie vorhanden sind, beeinflusst, bisweilen gefördert, bisweilen gehemmt werden“.

Als schönstes Beispiel einer derartigen Vererbung kennen wir die Kreuzungen von WOOD, zwischen der Dorset Schafsrasse, in welcher ♂ und ♀ Exemplare gehört sind und der Suffolk Schafsrasse, in welcher beide Geschlechter ungehört sind. Diese ergaben, dass bei Kreuzung in beiden Richtungen in F1 immer alle Böcke gehört und alle ♀ Tiere ungehört waren, Paarungzwischen ♂ Tiere dieser F1 Generation mit ♀ Tieren derselben Generation oder umgekehrt, lieferte auf je vier Schafsböcke, 3 gehörnte und 1 ungehörnten und auf je vier ♀ Tiere, 3 ungehörnte und 1 gehörntes. Wir können dies mittels der folgenden Formel veranschaulichen, in welcher H = gehört und n ungehört vorstellen soll.

$$\begin{array}{ll} \text{P} & \text{HH} \times \text{hh} \\ \text{F1} & \text{Hh} \times \text{Hh} \\ \text{F2} & \text{HH} \quad \text{Hh} \quad \text{Hh} \quad \text{hh} \end{array}$$

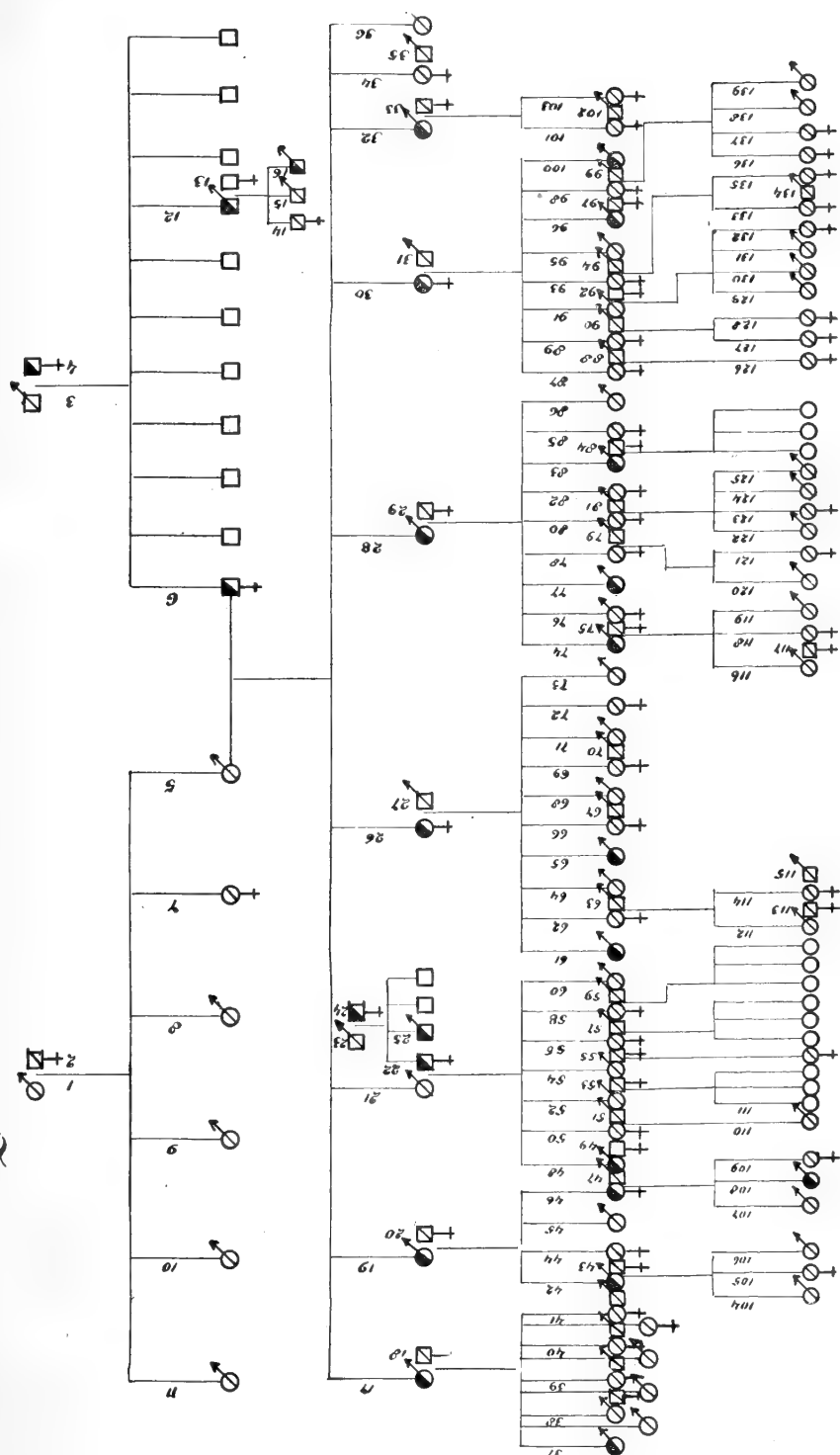
Bei den männlichen Tieren sind also die homozygoten sowie die heterozygoten Tiere gehört, bei den weiblichen nur die homozygoten.

Bei den ♂ Tieren ist also das Gehört-Sein dominant, bei den ♀ Tieren dagegen rezessiv.

ARKELL und DAVENPORT haben noch versucht, durch Annahme mehrerer Faktoren zu beweisen, dass wir es auch hier mit einer Sex-linked-Eigenschaft zu tun haben, aber es ist ihnen nicht gelungen, damit eine gute Erklärung dieser Kreuzungsergebnisse zu geben, sodass wir dabei bleiben müssen, an einen Sex-limited-Faktor fest zu halten.

Die Vererbung der Trunksucht in der Familie X zeigt sich nun von

Vererbung von Trunksucht in der Familie X. Stammbaum



ganz derselben Art, wir haben es auch hier zu tun mit einem vom Geschlecht beschränkten, mit einem Sex-limited Faktor, der bei den Männern dominant, bei der Frauen rezessiv ist.

Nehmen wir für den Faktor Trunksucht den Buchstaben T und für nicht-trunksüchtig den Buchstaben t an.

Heiratet ein ganz normaler Vater eine scheinbar normale Mutter, so bekommen wir:

$$\begin{array}{l} P \quad \quad \quad \text{♂ } tt \times \text{♀ } Tt \\ F1 \quad \quad Tt \quad tt \end{array}$$

Von den Söhnen ist die Hälfte trunksüchtig, die Töchter sind nicht trunksüchtig, aber zur Hälfte nur scheinbar normal.

Heiratet ein heterozygot trunksüchtiger Mann (Tt) eine normale Frau (tt), dann bekommen wir:

$$\begin{array}{l} P \quad \quad \quad \text{♂ } Tt \times \text{♀ } tt \\ F1 \quad \quad Tt \quad tt \end{array}$$

Wieder ist also, die Hälfte der Söhne trunksüchtig, die Hälfte nicht, und sind alle Töchter nicht trunksüchtig, zur Hälfte normal zur Hälfte nur scheinbar normal.

Nun kommen in diesem Stammbaum beide Formen von, sozusagen, gemischten Ehen vor und in beiden kommen unter der Söhnen Trunksüchtige vor und unter den Töchtern nicht; auch ergibt sich, dass einzelne dieser Töchter nur scheinbar normal sind, da sie, mit normalen Männern verheiratet, unter ihren Söhnen wieder Trunksüchtige aufzuweisen haben.

In diesem Stammbaum kommen folgende Fälle vor:

Im ganzen gibt es 19 Fälle „gemischter“ Ehen; in neun von diesen sind alle Nachkommen erwachsen und konnten gut kontrolliert werden. Aus diesen 9 Ehen sind 58 Kinder hervorgegangen und zwar 32 Söhne und 26 Töchter. Von diesen Söhnen sind 15 trunksüchtig und 17 nicht, sämtliche Töchter sind nicht trunksüchtig. Ich teilte schon mit, dass von diesen letzteren einzelne wohl nur scheinbar normal sind d. h. heterozygot für den Trunksuchtfaktor; die Anzahl derselben lässt sich aber nicht bestimmen, weil viele nicht heirateten, kinderlos blieben oder nur Töchter bekamen.

Fünf normale Männer sind verheiratet mit 5 scheinbar normalen Frauen und diese bekamen zusammen 22 Söhne und 15 Töchter. Van diesen Söhnen waren 10 trunksüchtig, van den Töchtern keine.

Vier trunksüchtige Männer heirateten normale Frauen. Diese be-



kamen zusammen 10 Söhne und 11 Töchter. Von diesen Söhnen sind 5 trunksüchtig und 5 normal, keine der Töchter ist trunksüchtig.

Im Stammbaum kommen keine homozygote Trunksüchtige vor.

Dies braucht uns nicht zu verwundern, da wir beim Menschen fast immer mit Heterozygoten zu tun haben. Doch können natürlich homozygote Trunksüchtige vorkommen.

Auch finden wir hier keine Ehe zwischen einem heterozygot trunksüchtigen Manne und einer scheinbar trunksüchtigen Frau. Jedoch lässt sich jetzt wohl voraussagen, was das Resultat einer solchen Ehe sein würde.

P        ♂    Tt    ×    ♀    Tt

F1    TT   Tt   Tt   tt

Auf je 4 Söhne würden drei trunksüchtige und ein nicht trunksüchtiger kommen, auf je 4 Töchter eine trunksüchtige und drei nicht trunksüchtige, von denen zwei nur scheinbar normal sein würden.

Hier hätten wir also einen Fall, in welcher von je vier Töchtern stets eine wirklich trunksüchtig sein würde.

In einem Stamme von Heterozygoten wird also eine trunksüchtige Frau nur selten vorkommen können, die Anzahl trunksüchtiger Frauen wird also im Vergleich mit der Anzahl trunksüchtiger Männer immer gering sein.

Heiraten homozygot trunksüchtige Männer oder trunksüchtige Frauen (die immer homozygot sind), dann bekommen wir noch viel schlimmere Resultate. Heiratet ein homozygot trunksüchtiger Mann (TT) eine normale Frau (tt) oder ein normaler Mann (tt) eine trunksüchtige Frau (TT), dann sind alle Kinder Tt, alle Söhne werden trunksüchtig sein, aber keine der Töchter, trotzdem sind letztere aber sämtlich nur scheinbar normal.

Heiratet ein homozygot trunksüchtiger Mann (TT) eine scheinbar normale Frau (Tt) oder ein heterozygot trunksüchtiger Mann (Tt) eine trunksüchtige Frau (TT), dann bekämen wir als Nachkommen die Hälfte TT und die Hälfte Tt Individuen. Alle Söhne wären dann trunksüchtig, die Hälfte der Töchter wäre trunksüchtig, die andere Hälfte wäre scheinbar normal. Nur wenn ein homozygot trunksüchtiger Mann eine trunksüchtige Frau (die ja immer homozygot ist) heiratet, sind alle Kinder, Söhne und Töchter, trunksüchtig.

Wie ich schon bemerkte, findet man beim Menschen im Allgemeinen wenig Homozygote und auch in diesem Stammbaum kommen

keine homozygot Trunksüchtige vor. Sie können aber bei Paarung von Heterozygoten entstehen.

Es wird sicher erwünscht sein, dass speziell Mediziner, die Trunksüchtige behandeln, darauf achten, ob unter diesen auch solche Homozygote zu finden sind, wie ich oben angegeben habe.

Man würde noch einwenden können, dass die Erklärung der im Stammbaum vorkommenden Fälle auch durch Annahme eines hemmenden, an das weibliche Geschlecht gebundenen Faktors gegeben werden könnte. Ein solcher Faktor, wäre dann am Geschlechtsfaktor F gebunden. Kommt, wie bei den ♂ Exemplaren, nur ein F vor, dann würde seine hemmende Kraft zu klein sein, um die Wirkung des Trunksuchtfaktors zu verhindern oder zu vermindern. Beim ♀ Geschlecht kommen zwei FF vor und würde also die hemmende Wirkung doppelt so gross sein. Es wäre nun möglich, dass die hemmende Wirkung so gross ist, dass bei den Tt Frauen die Wirkung von T vollkommen gehemmt wird, aber nicht genügt, um die Wirkung bei TT Frauen aufzuheben. Es wäre aber auch möglich, dass die Wirkung des hemmenden Faktors genügte, um auch bei TT Frauen das Auftreten der Trunksucht zu verhindern.

Mit welchem dieser Fälle wir es zu tun haben, lässt sich ohne nähere Beobachtungen nicht ermitteln.

Ich für mich bin mehr geneigt, an einen Sex-limited-Faktor als an einen am ♀ Geschlecht gebundenen, hemmenden Faktor zu denken.

Januar 1924

---

442.8  
9282  
DEEL VI. AFL. 5

Current author entries  
LIBRARY  
RECEIVED  
SEPT.—OCT. 1924<sup>AN</sup>

# Genetica

U. S. Department of Agriculture  
#5

Nederlandsch Tijdschrift voor  
Erfelijkheids- en Afstammingsleer

ONDER REDACTIE VAN

DR. J. P. LOTSY



'S-GRAVENHAGE  
MARTINUS NIJHOFF  
1924

## INHOUD

	Blz.
SOORTVORMING EN EUGENETICA, door Dr. A. C. HAGEDOORN—VORSTHEUVEL LA BRAND. . . . .	401
BEITRÄGE ZUR GESCHICHTE DER QUERCUS SESSILIFLORA SALISBURY, von Dr. A. GAMS. (Mit 5 Figuren). . . . .	464
OVER EEN RECESSIEVEN VORM VAN AANGEBOREN OPTHALMOPLÉGIE, door Dr. P. J. WAARDENBURG. . . . .	487
BOEKBESPREKINGEN . . . . .	493
J. BOEKE, <i>Algemeene Biologie</i> , door Dr. H. N. KOOIMAN. —	
HUGO ILLIS, <i>Gregor Johann Mendel, Leben, Werk und Wirkung</i> , door Dr. H. N. KOOIMAN.	

---

## BERICHT

Dorénavant „Genetica” publiera les *articles originaux* en Allemand, Anglais, Français ou Hollandais, selon le choix des auteurs.

In future *original articles* for „Genetica” can be written in Dutch, English, French or German according to the preference of the authors.

Künftighin können, nach Wahl der Autoren, *Originalmitteilungen* in „Genetica” Deutsch, Englisch, Französisch oder Holländisch abgefasst werden.

---

# SOORTVORMING EN EUGENETICA

door A. C. HAGEDOORN—VORSTHEUVEL LA BRAND

## EERSTE HOOFDSTUK

4

### INLEIDING

Hoe soorten ontstaan zijn, en hoe ze nog ontstaan, is van oudsher een van de belangrijkste problemen geweest van het evolutievraagstuk. Eerst met DARWIN komen we uit de zuivere speculatie, daar hij eigenlijk de eerste auteur was, die uit alle gebieden het materiaal te zamen zocht, dat in zijn tijd beschikbaar was, het onpartijdig beoordeelde en verwerkte, en in den schijnbaren chaos naar een vaste lijn zocht. Wat het werk van DARWIN zijn groote waarde gaf, en nog altijd doet behouden, is zijn streven om niet uit de vele factoren die te zamen in wisselwerking tot het ontstaan der soorten meewerken, eene enkele op den voorgrond te halen en aan te zien als de voornaamste of de eenige oorzaak van soortvorming. Gedeeltelijk als gevolg van het overweldigende succes van DARWIN's arbeid, maar ook stellig wel door de omstandigheid dat DARWIN werkelijk alle gezichtspunten voldoende had belicht, kwamen lange jaren na zijn werken eigenlijk slechts weer speculatieve schrijvers uit, voor zoover ze niet slechts een of ander onderdeel van Darwin's werk uitbreidden, of in herhalingen vervielen.

Na DARWIN is HUGO DE VRIES de eerste die weer nauwkeurige experimenteele methoden invoert, ook al was zijn streven ten deele om een vooropgezette theorie te bewijzen. Met hem begint een geheel nieuwe periode, de experimenteele, die haar hoogsten bloei bereikt na de herontdekking van MENDEL's werk in de eerste jaren van deze eeuw. Enorm veel feiten werden verzameld op allerlei gebied, feiten die de conclusies door Mendel uit zijn werk getrokken bevestigden, en die de algemeene geldigheid en draagwijdte van zijn generalisaties bewezen.

De belangstelling voor dit experimenteele werk was zoo groot, dat vergeten dreigde te worden dat het niet doel was, maar slechts een middel, tot ten slotte bij enkele genetici de vraag opkwam in hoeverre de nieuw-ontdekte feiten helpen licht te verspreiden over het evolutie-probleem. In de allereerste plaats dienen we hier den naam van BATESON te noemen. In zijn boek, *Problems of Genetics*, stelt hij de vraag of we nader gekomen zijn tot de oplossing van het probleem, hoe soorten ontstaan. BATESON beantwoordt deze vraag bevestigend. Het is nu ook mijn bedoeling na te gaan in hoeverre de laatste jaren ons nieuwe gezichtspunten geopend hebben en in hoeverre oude problemen nader tot hun oplossing zijn gekomen. In onze gemeenschappelijke publicaties van de laatste jaren hebben we geprobeerd aan te toonen, hoe een zeer groote moeilijkheid voor verder werken met deze vraagstukken gelegen is in de buitengewoon groote vaagheid, waarmee het soortbegrip is omlijnd. We hebben er naar getracht aan de hand van ons eigen experimenteele werk een definitie te vinden, welke zich dekt met die welke systematici van allerlei richtingen en ook anthropologen onder diverse namen gebruiken voor de kleinste natuurlijk begrensde groepen. Eerst met de ontwikkeling van de genetica, en van de experimenteele evolutie is het noodig gebleken dit te doen, tevoren kon elke groep werkers volstaan met definities welke slechts geldigheid hadden in het materiaal, waarmee binnen de groep specialisten werd gewerkt.

Systematiek bewijst zeer groote diensten, zoolang niet vergeten wordt, dat zij slechts een der middelen is om het wezen van planten en dieren te leeren kennen. HERTWIG geeft de volgende soortdefinitie: *Wenn innerhalb einer grösseren Zahl einander ähnlicher Formen sich zwei Gruppen aufstellen lassen, die sich erheblich von einander unterscheiden und die Unterschiede von beiden durch keinerlei Mittelformen vermischt werden und sie sich in mehreren aufeinander folgenden Generationen constant erhalten, spricht der Systematiker von guten Arten; er spricht dagegen von Varietäten der selben Art wenn die Unterschiede geringfügig und inconstant sind, und durch die Existenz von Mittelformen noch weiter an Bedeutung verlieren.*" In de praktijk is deze definitie weinig bevredigend, al was het alleen maar door de omstandigheid dat voor het constant blijven gedurende verscheidene generaties in den regel geen ervaring aanwezig is. De eene systematicus noemt soorten wat een ander variëteiten noemt en omgekeerd, en vooral op het gebied der zoogenaamde locale soorten heerscht op het eerste ge-

zicht weinig overeenstemming. We zullen echter later zien, dat in vele gevallen dit gebrek aan overeenstemming niet diep gaat, maar meer een verschillend gebruik derzelfde termen is.

Groote moeilijkheden doen zich direct voor bij het beoordeelen der systematiek van huisdieren en cultuurplanten. Wanneer men zich voorstelt, dat het ontstaan van soorten noodzakelijkerwijs een proces is, dat vele generaties en eeuwen vereischt, en wanneer men zich verder om een of andere reden voorstelt, dat groote groepen huisdieren of cultuurplanten telkens van een enkele wilde soort afstammen, dan ligt het voor de hand om zulke groepen, die dan afgestamd lijken van een enkele soort, nooit met den naam soort te betitelen. Immers zijn het dan onderdeelen van nog bestaande soorten. Men redt zich uit de moeilijkheid door deze groepen, die zich schijnbaar in een soort bevin-den, rassen te noemen. De karakteristieke eigenschappen van zulke rassen vererven zich even constant als die van soorten. In denzelfden geest spreekt men ook van menschenrassen.

Om na te gaan, in hoeverre de ontwikkeling van de genetica licht heeft geworpen op de onvolkomenheden van de soortdefinitie, moet ik eerst eenige termen toelichten, waarvan ik in de volgende bladzijden gebruik wil maken.

WILHELM ROUX is de eerste geweest, die de factoren, die de ontwikkeling van een organisme bewerken, verdeeld heeft in twee principiëel verschillende categoriën, Realisations- en Determinationsfactoren, die respectievelijk met niet-erfelijke en erfelijke ontwikkelingsfactoren overeenstemmen.

ROUX heeft bij het formuleeren van zijn twee groepen niet durven hopen, dat het zoo spoedig mogelijk zou worden om dat wat vererfd wordt, in onderdeelen te bestudeeren. Dit is mogelijk geworden door MENDEL's werk.

De overgang van factoren van het eene individu door de kiem op een nieuw individu is erfelijkheid; deze uit zich door de overeenkomst tusschen individu en afstammeling.

We kennen een individu door datgene wat we er aan waarnemen, dat zijn de eigenschappen. Eigenschappen zijn (ik stel mij hierbij dus op een biomechanisch standpunt) het product van de ontwikkeling. Dat het niet juist kan zijn te spreken van een vererving van eigenschappen blijkt, wanneer we ons rekenschap geven van de beteekenis van het woord „eigenschap”. Het is verkeerd zich voor te stellen, dat

alleen een organisme, dat een zekere graad van ontwikkeling heeft bereikt, eigenschappen vertoont. Een embryo, een zich ontwikkelend individu, heeft op elk oogenblik zijn eigenschappen, welke voortdurend veranderen. Elke eigenschap is het gevolg van de samenwerking van een onbekend aantal vererfde en niet vererfde ontwikkelingsfactoren, welke een rol hebben gespeeld tot op het oogenblik, waarop we die eigenschap waarnemen.

We kunnen hier als voorbeeld nemen het geval van de vervroegde sering. Een seringenstruik, ook zulk eene welke buiten steeds gekleurde bloemen droeg, bloeit wit, wanneer zij in de kas bij hooge temperatuur in bloei wordt getrokken. Het is duidelijk, dat wat in deze soort vererfd wordt, niet is de lila kleur, maar een zoodanige erfelijke samenstelling, dat, wanneer de temperatuur laag genoeg is, een gekleurde bloem ontstaat. Is de temperatuur te hoog, dan ontstaat deze kleur niet.

Uit MENDEL's werk bleek, dat wat vererfd wordt, niet is één geheel, dat specifiek is voor elken vererfden vorm, maar bestaat uit een aantal deelen, die min of meer onafhankelijk van elkaar worden vererfd. Ik sluit mij aan bij de definitie van Johannsen, die de kleinste deelen waaruit het vererfde bestaat „genen” noemt. Deze naam heeft door zijn neutraliteit het voordeel, dat hij niet is gebonden aan bepaalde opvattingen omtrent aard, of lokalisatie der genen, daar zulke opvattingen bij deze jonge wetenschap kans loopen later weer gewijzigd te moeten worden.

Wanneer deze genen in de ontwikkeling van het individu een rol spelen, worden ze vererfde ontwikkelingsfactoren genoemd. Hieruit blijkt, dat alle vererfde ontwikkelingsfactoren genen zijn, maar niet omgekeerd. Genen kunnen geslachten lang vererfd worden, zonder dat ze in de ontwikkeling van de individuen in wier kiem ze aanwezig zijn, een rol spelen. Dit is de eenige wijze waarop genen latent kunnen zijn.

Het geen, dat het verschil veroorzaakt tusschen wildkleurige en zwarte muizen, kan aanwezig zijn in albino's (pigmentlooze dieren), maar in deze witte dieren veroorzaakt dit geen kleursverandering. Het verschil tusschen albino muizen met en zonder dit geen kan alleen door proefparingen worden aangetoond.

Bij de ontwikkeling van weer elke nieuwe kiem tot een organisme beslissen de omstandigheden en de geheele konstellatie der andere genen of een bepaald geen een rol zal spelen of niet.

Om een bepaald geen in zijn werking te bestudeeren, moeten we min-



stens de ontwikkeling van twee organismen kunnen vergelijken, die alleen verschillen in de aan- dan wel afwezigheid van dit geen. Het aantal genen, dat we kunnen bestudeeren, is hierdoor beperkt.

De opvallende processen die zich bij de kerndeeling afspelen, hadden reeds lang doen denken aan een verband tusschen genen en kern, en wel met die gedeelten der kern die door hun gedrag bij de deeling het meeste opvallen, namelijk de chromosomen. De Vries sprak het eerst de meening uit, dat de pangenen in de celkern gelokaliseerd zouden zijn. Door het werk van Morgan en zijn school heeft deze hypothese grooten steun gekregen, vooral toen BRIDGES aantoonde dat met het uitvallen van een chromosoom ook bepaalde genen uitvielen. Het uitvallen van een chromosoom of van een deel van een chromosoom, bleek grooter invloed te hebben dan verdubbeling van een chromosoom of van een gedeelte.

Het is hier de plaats een woord te zeggen over de natuur van de genen. Vele oudere auteurs stelden zich op het standpunt, dat de deeltjes welke volgens hen als de dragers der erfelijkheid te beschouwen zijn, van protoplasmatische natuur zijn, en met levende organismen eigenschappen, met name vermeerdering door tweedeeling, gemeen hebben, hoe verschillend ze zich ook overigens den aard dier deeltjes voorstellen.

Een van de voornaamste redenen voor deze soort hypothese lag wel in de opvatting, dat de genen op zich zelf variabel zouden zijn. Uit allerlei experimenteel werk, het meest wel uit selectieproeven met erfelijk zuiver materiaal, is gebleken, dat de genen zelf kwalitatief niet variabel zijn. Met een kwalitatieve constantheid van de genen valt het laatste bezwaar weg tegen een opvatting van de genen als betrekkelijk eenvoudige chemische stoffen.

JACQUES LOEB stelde de hypothese op, dat iedere celkern het enzym zou bevatten voor zijn eigen synthese, zoodat deze in staat is zich zelf te vermeerderen. Wat vererfd wordt bestaat echter uit een aantal deelen, en het was dus slechts één stap verder, aan te nemen, dat de genen zelf autokatalytische stoffen zouden zijn, (Hagedoorn 1911).

In de laatste jaren heeft deze hypothese verscheidene aanhangers gevonden.

Het is ontegenzeggelijk waar, dat het verschil, dat we zien tusschen twee organismen, waarvan we weten dat ze slechts verschillen door de aan- of afwezigheid van een enkel geen in het eene geval veel tref-

fender is dan in het andere. Zoo is bijvoorbeeld het verschil tusschen een gele en een wildkleurige muis veel opvallender dan dat tusschen een vale bruine en een bruine. In die gevallen, waar de verschillen veroorzaakt door een enkel geen zeer sprekend zijn, lag het voor de hand om een direct verband aan te nemen tusschen zulk een geen en een eigenschap. Zoo kwam men er toe te spreken van unit-characters, waarmee men bedoelde die eigenschappen, waarvan het leek alsof ze door één geen gedetermineerd werden.

Het feit, dat in den eersten tijd zooals begrijpelijk is deze meest sprekende gevallen bestudeerd werden, bracht als gevolg mee, dat minder opvallende verschillen later aanleiding gaven tot begripsverwarring, maar vooral ook tot het vinden van allerlei zoogenaamde uitzonderingen en van gevallen waarin het scheen alsof een geen zelf variabel was. De term unitcharacter heeft tot vele controversen aanleiding gegeven en komt gelukkig hoe langer hoe meer buiten gebruik. Door een verwarring van deze beide begrippen, geen en unit-character, kwam CASTLE er toe, uit zijn proeven met bonte ratten de conclusie te trekken dat de vererfde factoren variabel zijn, en door selectie kunnen worden veranderd. Hij vond namelijk dat bij kruising van bonte ratten met eenkleurige, het verschil tusschen dieren van deze twee categorieën berustte op een enkel geen. Hij noemt dan „Hoodedness” een unit-character. Onder „hoodedness” verstaat men een bepaalde bontteekening bij ratten. Deze dieren hebben een gepigmenteerde kop, en een min of meer breede, vaak een onderbroken rugstreep. Nu bleek CASTLE dat hij door selectie in een stam bonte ratten, de uitbreiding van de zwarte rugstreep naar beide zijden kon veranderen.

Daaruit besloot hij tot de veranderlijkheid van het geen, dat deze bonte ratten van eenkleurige onderscheidde. Toen wij zijn proeven herhaalden, bleek al dadelijk, dat er geen sprake van was dat alle bonte ratten gelijk zijn, en het was mogelijk zonder veel moeite het bestaan van een erfelijken factor aan te toonen, welke het verschil maakte tusschen donkere en lichte bonte ratten.

Lichte en donkere bontheid werden precies vererfd zooals bontheid en eenkleurigheid. Het was niet een enkele factor, welke door selectie veranderde, maar door selectie scheidde men dieren met en zonder een erfelijken factor. Door het feit dat CASTLE niet werkte met individuele ratten, doch met statistische gemiddelden was het mogelijk dat het bestaan van een of meer verdere factoren aan zijn aandacht ontsnapte.

Het is daarom niet juist om te spreken van genen als van determinanten voor eigenschappen, omdat we nu verscheidene gevallen kennen, waarin een geen invloed heeft op vele eigenschappen. Een door HONING bij tabak ontdekt geval is hiervan een zeer mooi voorbeeld. Het betreft een dwergvorm, welke niet alleen in grootte, doch ook in allerlei andere eigenschappen, zooals fertiliteit, bladvorm en vorm van de bloem van den stamvorm verschilde, terwijl genetisch het verschil op den invloed van een enkel geen was terug te voeren.

Het waarschijnlijkste is wel, dat alle erfelijke factoren invloed hebben op verscheidene eigenschappen, ook al is dat voor ons niet zichtbaar.

Het is onjuist om te spreken van determinanten voor eigenschappen. Het idee, dat, al zijn alle voorwaarden op zijn gunstigst, er dan toch nog een zekere determineerende, beslissende factor noodig is, wil een eigenschap werkelijk ontstaan, is zeer begrijpelijk. We moeten bedenken, dat we slechts zeer weinig van het eigenlijke gebeuren, waardoor een of andere eigenschap ontstaat, waarnemen kunnen, en dat nu eens de eene, dan de andere factor het middelpunt der belangstelling zal zijn. Er schuilt echter een groot gevaar in de determinanten-idee. Het gevolg is nl. geweest, dat men is gaan spreken van determinanten van eigenschappen in dien zin, dat alleen die factor verantwoordelijk zou zijn voor het ontstaan van deze eigenschap. Zoo spreekt men wel van donkermakende en lichtmakende genen. Het is zeer goed mogelijk, dat eenzelfde geen in dieren van een verschillend genotype een geheel verschillende, ja een tegenovergestelden invloed heeft. Hiervan vonden we in ons werk met muizen een interessant geval. We leerden daar namelijk een factor kennen, welke wildkleurige muizen duidelijk lichter maakt. Gele of lila muizen echter, welke dezen factor bezitten, zijn veel donkerder dan die welke dezen factor niet bezitten.

De eerste gevallen, waar het gelukte meer dan één geen aan te toonen die ééne eigenschap beïnvloedden, werden uit de aard der zaak als iets bijzonders beschouwd. Nilsson EHLE vond hiervan een duidelijk voorbeeld in korrelkleur bij tarwe. LANG voerde de term „Polymeer” in voor zulke eigenschappen. Deze term werd gebruikt in tegenstelling met „monomeer”, zooals men die eigenschappen noemde, welke men door een enkel geen gedetermineerd dacht.

Wanneer we uit het gedrag van een bepaalde eigenschap bij kruising zien, dat verscheidene factoren het verschil teweegbrengen tusschen

onze gekruiste individuen, dan moeten we niet, zooals vroegere auteurs maar al te vaak deden, à priori aannemen dat al zulke factoren onze eigenschap in dezelfde richting, en in ongeveer gelijke mate beïnvloeden. Immers we weten in de best bekende gevallen, dat vele verschillende genen eenzelfde eigenschap in allerlei richtingen kunnen beïnvloeden, en dat vooral ook van een physiologisch standpunt gezien, de wijze waarop de verschillende genen hun invloed uitoefenen geheel verschillend kan zijn. De klassieke voorbeelden van polymere eigenschappen, zooals dat van NILSSON-EHLES roode tarwes, zijn die gevallen waarin we van een physiologisch oogpunt gezien niets weten, omtrent de wijze waarop het eindresultaat tot stand komt. Een mooi voorbeeld van een geval, waarin we de wijze waarop een aantal genen een eigenschap beïnvloeden kennen, is dat van de Pois Brochette van VILMORIN. In een bepaalde groep erwten vond hij planten, in welke alle zaden in een peul neiging hebben samen te bakken. Er werd nu gevonden dat allerlei genen, die elk bekend waren door hun invloed op andere eigenschappen, dit samenbakken beïnvloedden. En zodoende werd ook waarschijnlijk, dat physiologisch de wijze waarop de eigenschap werd beïnvloed telkens geheel verschillend was. Hij vond bijvoorbeeld, dat ronde zaden eerder samenhangen dan gerimpelde, een genetisch verschil. De twee genen, welke te zamen ook het blauwe wasovertrek op de zaden helpen vormen, hebben, wanneer ze te zamen aanwezig zijn een grooten invloed op de eigenschap. Immers zaden zonder dit wasovertrek hangen veel beter samen. Dan was duidelijk, dat er een groot verschil was tusschen ongekleurde en gepigmenteerde zaden. Ook hadden die planten, waarin de peulen niet perkamentachtig waren, doch vleezig, weinig samenhangende zaden, daar de schrompelende peulen de reeksen losbraken. En ook werd gevonden, dat de factor die het verschil maakt tusschen normale planten en die met uiterst kleine zaden een grooten invloed heeft, immers wanneer de zaden elkaar in de peul niet raken, hangen ze ook niet samen.

Dikwijls vinden we in de litteratuur opsommingen van de genen welke men in een of andere groep dieren of planten kent; vooral bij *Drosophila* en *Antirrhinum* zijn er een groot aantal bekend. Hoeveel er echter altijd zijn welke we nog niet kennen, blijkt pas ten volle als we gaan probeeren voor de praktijk een nieuwe soort samen te stellen. Wanneer we meenen, dat we na onze faktorenanalyse voor de praktijk van het dierenfokken of plantenfokken opbouwend te werk kun-

nen gaan, en nieuwe soorten kunnen opbouwen uit dit nu bekende materiaal, worden we vaak teleurgesteld. De moeilijkheid ligt, behalve in de bij kruising zoo vaak voorkomende steriliteit ook hierin, dat we, al kennen we bepaalde genen, deze toch lang niet altijd in verdere generaties vast kunnen houden, en dat er zooveel onbekende genen zijn, wier werking in nieuwe combinaties anders kan uitvallen, dan we verwachten.

Onder „genotype” verstaat men het stel genen welke een individu bezit, de kiemsamenstelling. Deze term is afkomstig van JOHANNSEN. Hij voerde ook de term „phaenotype” in, om daarmee aan te duiden de eigenschappen van een individu. De invloed van de niet-erfelijke ontwikkelingsfactoren kan zoo groot zijn, dat individuen met identiek genotype, een zeer verschillend phaenotype kunnen vertoonen, en omgekeerd. Een mooi voorbeeld van het eerstgenoemde geval is dat van de honigbij.

Het verschil tusschen werksters en koninginnen berust in wezen op niet-erfelijke factoren. Of uit een bevrucht bijenei een werkster dan wel een koningin zich zal ontwikkelen, hangt geheel af van voeding en huisvesting. Wanneer we pasgelegde eieren uit werkstercellen of jonge larven, in nagebootste aanvangsstadiën van koninginncellen brengen, dan worden deze larven door de bijen anders gevoed en de cellen worden tot groote koninginncellen uitgebouwd. Het verschil tusschen werkster en koningin is enorm. Beide zijn anatomisch, fysiologisch en psychologisch geheel aangepast aan hun zeer verschillende levenstaak. De werkster heeft andere oogen, andere vleugels, andere geslachtsorganen. Ze heeft speciale organen, welke haar in staat stellen pollen te verzamelen en mede te dragen. Het genotype in beide moet hetzelfde zijn. Maar dit is zoodanig, dat de ontwikkeling onder den invloed van twee verschillende soorten voeding en ruimte, twee verschillende wegen gaat en ten slotte resulteert in òf een werkster, geheel voor haar taak berekend, òf een koningin, berekend voor de hare.

Amerikaansche onderzoekingen met salamanderlarven demonstreerden van hoe groot belang ook bij vertebraten een verschillend diët kan zijn. Het verschil tusschen vegetarisch gevoede larven, vleeschetende, en kannibalistische was enorm. Kop en kaken van de laatste waren vele malen grooter dan die van de eerste groep. Het was onmogelijk om zonder deze proeven te kennen aan te nemen, dat al deze dieren tot een enkele soort behoorden.

Duidelijke voorbeelden van gevallen waarin individuen met hetzelfde phaenotype een verschillende kiemsamenstelling, een verschillend genotype hebben, zijn die, waarin dieren of planten welke door gemis van een voor pigmentatie onontbeerlijk geen albinotisch zijn, verder de meest uiteenlopende combinaties van genen kunnen bezitten, welke in gepigmenteerde dieren de kleur beïnvloeden. Stammen van albino muizen van verschillende herkomst hebben meestal een gelijk phaenotype, maar in hun genotype stemmen twee van zulke stammen zelden overeen, zooals door doelmatige proefparingen met gepigmenteerde dieren te zien komt.

Zoolang aangenomen wordt, dat de deeltjes welke worden vererfd, in verschillende toestanden kunnen verkeerren, (actief, latent, semilalent, enz.) zijn voor een deel erfelijke verschillen zoo te verklaren. Wanneer we ons op het standpunt stellen, dat een geen in bepaalde ontwikkelingsprocessen zijn werking steeds zal doen gevoelen, dan volgt daaruit, dat datzelfde geen geen werking zal hebben als deze bepaalde processen niet worden doorgemaakt. Hiermee vervalt de noodzakelijkheid om aan te nemen, dat aanwezige genen in sommige gevallen in bijzondere toestanden zouden verkeerren, of een veranderden aard zouden hebben. Met de opvatting van genen als ontwikkelingsfactoren inplaats van als determinanten van organen of eigenschappen, vervalt de reden om de veranderlijkheid van de genen aan te nemen. Wanneer we aannemen dat de genen te vergelijken zijn met chemische stoffen, dan blijft als oorzaak van erfelijke verschillen alleen over de aanwezigheid of afwezigheid van genen. Naast deze „presence and absence” hypothese, dus die van de aan- of afwezigheid van genen, bestaat een tweede, namelijk de hypothese dat erfelijke verschillen tusschen individuen steeds op te vatten zijn als aan- of afwezigheid van unitcharacters.

In zooverre als de aanwezigheid van een enkel geen in een groep het verschil veroorzaakt tusschen individuen met en zonder een bepaald orgaan (horens bij runderen) komt deze opvatting de waarheid nabij. In geen geval echter kan ze van algemeene strekking zijn, daar we weten dat naast dergelijke opvallende verschillen ook zeer kleine en gradueele het gevolg kunnen zijn van aan- of afwezigheid van genen.

Wanneer een individu uit twee kiemcellen ontstaat, waarvan slechts een een bepaald geen bevat, noemen we dit individu onzuiver of heterozygoot voor dit geen. Wanneer echter een individu ontstaat uit twee

kiemcellen, die beiden dit geen bevatten, of uit een enkele kiemcel, dan noemt men dit individu zuiver of homozygoot voor dit geen.

Onder variabiliteit in een groep individuen verstaan we de verschillen tusschen hen. In zooverre deze terug te voeren zijn op verschillen in de niet-vererfde ontwikkelingsfactoren noem ik ze, in aansluiting bij BAUR's vroegere definitie, modificatie, in zoo verre ze terug te voeren zijn op erfelijke ontwikkelingsfactoren, op genen, erfelijke variatie. Variabiliteit is alleen te beoordeelen door individuen met elkaar te vergelijken, en is dus een eigenschap van een groep, nooit van een enkel individu. Daar variabiliteit onder de afstammelingen van een enkel individu het gevolg is van onzuiverheid, heterozygotie van dat individu, moeten we een term hebben, die de graad van onzuiverheid uitdrukt niet alleen van groepen, maar ook van een enkel individu. We hebben daarvoor de term „Totale potentiële variabiliteit” gekozen.

Onder de „totale potentiële variabiliteit” van een individu verstaan we het aantal genen, waarvoor dat individu heterozygoot is, onder de „totale potentiële variabiliteit” van een groep, de som van de genen waarvoor niet alle individuen van die groep gelijk en homozygoot zijn.

Wanneer we twee individuen kruisen, welke een totale potentiële variabiliteit respectievelijk van  $x$  en  $y$  hebben, dan hebben de bastaarden niet noodzakelijk een potentiële variabiliteit van  $x + y$ , maar waarschijnlijk een andere: b.v. kleiner maar misschien ook veel grooter omdat die bastaarden ook heterozygoot zijn voor al die genen waarin de twee individuen van elkaar verschillen. Dat we dus ook bij kruising van soorten, die ieder slechts een zeer geringe of zelfs in 't geheel geen T. P. V. hebben, kans hebben op zeer vele nieuwe factorencombinaties, is duidelijk. Het aantal mogelijke combinaties is  $2^n$ , waarbij  $n$  aangeeft het aantal genen, waarvoor onzuiverheid bestaat in de bastaarden. Dit feit is ons tevens een aanwijzing om voorzichtig te zijn met onze conclusies, dat er geen splitsing is in een tweede generatie; waarschijnlijk toch berusten een aantal gevallen van zoogenaamd niet, of onvolkomen splitsen in een  $F_2$  daarop, dat het aantal individuen te klein is. En vele gevallen van zoogenaamde intermediaire vererving zijn stellig op deze bron van fouten terug te voeren. Er zijn natuurlijk soorten zonder potentiële variabiliteit of althans wanneer er twee geslachten zijn, met een potentiële variabiliteit welke niet grooter is dan noodig voor dit verschil. Maar ook al zien we generaties na generaties geen afwijkende individuen, toch bewijst dit niets voor

de afwezigheid van eenige potentiële variabiliteit. Ik behoef slechts te herinneren aan de duiven, waar alle mannetjes homozygoot zijn voor die factor welke gepigmenteerde meer hebben dan albinos, en alle vrouwtjes heterozygoot; maar waar nooit een albino geboren wordt, zoolang deze factor en de geslachtsfactor vast gekoppeld zijn.

De vraag of er een fundamenteel verschil is tusschen soorten en variëteiten heeft veel pennen in beweging gebracht. DARWIN meende te mogen concludeeren, dat een dusdanig verschil niet bestond. Hierbij baseerde hij zich in hoofdzaak op zijn ervaring met huisdieren en cultuurplanten. Hij toonde aan, dat er tusschen de rassen van huisdieren en van gekweekte planten en goede soorten uit de natuur geen fundamenteel onderscheid bestond.

Zooals we later zien zullen, wijst alles er op, dat hij hier tot een juiste gevolgtrekking kwam. Deze conclusie echter is gebaseerd op de vooronderstelling, dat rassen van huisdieren te vergelijken zijn met variëteiten. Dit nu meen ik te mogen betwijfelen. Ook waar systematici van rassen spreken, bedoelen ze daarmee iets anders dan variëteiten, zulke rassen zijn groepen welke even constant vererven als goede soorten.

DE VRIES, voelende, dat er een fundamenteel verschil is tusschen soorten en variëteiten, trachtte dit verschil te formuleeren. Daar in den tijd toen hij dit onderscheid trachtte te maken, de eerste gevallen van alternatieve vererving bekend werden, en een eigen, zeldzame soort van vererving schenen te vormen, terwijl zijn eigen materiaal, *Oenothera*, zich zoo geheel anders gedroeg, meende hij een fundamenteel verschil te kunnen aantonen tusschen het gedrag van soorten onderling en van soorten met hun variëteiten bij kruising. Soorten zouden bij bastaardeering constante bastaarden geven, en slechts soorten met variëteiten, of variëteiten onderling gekruisd zouden MENDEL's regels volgen. Later is gebleken, dat alle echte bastaarden Mendel's wetten volgen en dat het gedrag van *Oenothera*-bastaarden exceptioneel is, het gevolg van een merkwaardige complicatie.

De definities van de termen „soort” en „varieteit” behooren zoodanig te zijn, dat ze voor systematici, biologen en anthropologen bruikbaar zijn. In ons boek hebben we de volgende hier in één woord gewijzigde definitie gegeven: „A species is a group of organisms, which is so situated and constituted, that it tends automatically to reduce its total potential variability, and which for this reason tends to become pure for



one genotype". En voor variëteit: „We call a variety those individuals together which differ in some marked way from the common type, when there is nothing in the circumstances, which isolates these organisms from crossing freely with the typical ones.”

Volgens de oorspronkelijke opvatting van de VRIES is mutatie het bijkomen, of verliezen, of veranderen van een of meer pangenen. Met de opvatting van genen als ontwikkelingsfactoren in plaats van als determinanten voor eigenschappen vervalt de reden om de veranderlijkheid van de genen aan te nemen. Er blijft dus over als theoretische mogelijkheden het spontaan verloren gaan en het nieuw ontstaan van een geen. We zullen later zien, dat deze opvatting fundamenteel verschillend is van de andere, dat eigenschappen of organen opnieuw ontstaan of verloren gaan, welke beide processen het gevolg kunnen zijn van nieuwe combinaties van in het materiaal aanwezige genen.

---

## TWEEDE HOOFDSTUK

### HET EVOLUTIEPROBLEEM

Zoodra we ons verdiepen in evolutie, in het ontstaan van nieuwe soorten, zijn er twee groote problemen, die we onder het oog moeten zien, namelijk het probleem der variabiliteit, het verwerven van nieuwe genen, het ontstaan van nieuwe eigenschappen, en nieuwe genotypen en dan ook het zuiver worden der soorten, de oorzaken van hun stabiliteit.

Wat variabiliteit betreft, weten we nu, in tegenstelling met DARWIN, dat er twee principiëel verschillende soorten variabiliteit bestaan, namelijk erfelijke en niet-erfelijke, en dat we ons dus hier kunnen bepalen tot een discussie van de erfelijke variabiliteit. DARWIN's moeilijkheid was steeds, dat hij de zuiverheid van een soort alleen kon verklaren door aan te nemen, dat de eigenschappen van de soort door selectie en aanpassing ontstonden. Dit verklaarde voldoende hoe eigenschappen, welke voor de soort van groot nut zijn, ten slotte aan alle individuen van de soort eigen worden, maar het verklaart geenszins hoe het mogelijk is dat soorten zuiver zijn voor eigenschappen waarvan het nut stellig problematisch is. BATESON spreekt in zijn *Problems of Genetics* als zijn opinie uit dat DARWIN's selectietheorie ons in den steek laat juist daar, waar we die het meest noodig hebben, namelijk om ons duidelijk te maken hoe verschillende soorten naast elkaar kunnen bestaan, en waardoor ze geworden zijn, zooals ze zijn.

De zichtbare verschillen tusschen soorten zijn soms zoo klein, of onbelangrijk, dat het onbegrijpelijk is hoe deze de oorzaak zouden kunnen zijn voor het zich niet vermengen der soorten.

Het is onmogelijk met de selectietheorie van DARWIN een verklaring te geven hoe vormen die zeer na verwant zijn, naast elkaar zijn ontstaan en kunnen blijven bestaan.

In het boek van DEWAR en FINN vinden we een reeks voorbeelden

van paren soorten welke slechts in een of andere kleinigheid verschillen en naast elkaar bestaan. We kunnen niet aannemen, dat de zwarte afteekening van de koolmees van zoo groot belang voor de soort is dat de groep voor deze eigenschap door aanpassing zuiver kon worden, als we zien hoe de pimpelmees evengoed uitkomt met blauwe afteekening, en toch ook daarvoor zuiver is.

We doen verstandig te zoeken naar een zoodanige verklaring van soortzuiverheid, dat daarmee ook het zuiver worden voor niet-essentiële en onverschillige eigenschappen verklaard wordt. In onze voorafgaande publicaties hebben we getracht aannemelijk te maken, dat zuiverheid automatisch daar ontstaat, waar een groep door een of andere omstandigheid is afgesloten van vrije kruising met verwanten. Deze isolatie is wel een vorm van natuurlijke selectie, maar zonder aanpassing.

Voor we op soortzuiverheid verder ingaan, dienen we hier de variabiliteit te behandelen. We weten dat genetische onzuiverheid, heterozygotie, groote variabiliteit ten gevolge heeft. De oorzaken welke deze onzuiverheid geven, voornamelijk kruising in den ruimsten zin, zijn ook de oorzaken van variabiliteit. In materiaal waar kruising lang was uitgesloten, is ook variabiliteit afwezig. Hoe langer hoe meer wordt het duidelijk, dat potentiële variabiliteit en onzuiverheid synonyme begrippen zijn.

Behalve variabiliteit met een dergelijke, duidelijk te begrijpen oorzaak, is het mogelijk dat ook spontane variabiliteit, de mutatie van DE VRIES, een rol speelt. Het is gebleken dat de mogelijkheid bestaat, dat zonder waarneembare oorzaak een enkele keer kiemcellen worden voortgebracht, waarin een geen ontbreekt. Het bewijs, dat een werkelijke mutatie heeft plaatsgevonden, is buitengewoon moeilijk te leveren, daarom ook kunnen we over het belang ervan geen juist oordeel vormen. Alleen daar, waar we absoluut zeker weten, dat een individu, homozygoot voor een bepaald geen, toch een kiemcel zonder dat geen voortbracht, mogen we van mutatie spreken. Het is dan ook niet verwonderlijk, dat er schrijvers zijn welke hun scepticisme zoo ver drijven, dat ze het bestaan van mutatie ontkennen. Ook ik ben tot de overtuiging gekomen, dat, hoewel ik het bestaan van mutatie erken als een theoretische mogelijkheid, in de praktijk, en voor evolutie, de rol van mutatie zeer klein moet zijn. De oude Fransche tuinbouwers wisten ter dege, dat variabiliteit het gevolg is van soortkruising. We

moeten hier de vraag behandelen, of kruising inderdaad in aanmerking kan komen als de oorzaak van die variatie, welke ten grondslag ligt aan evolutie.

Vele schrijvers meenen, dat door kruising alleen eigenschappen van de oudersoorten op nieuwe manieren kunnen worden gecombineerd. Kennelijk heeft hier de meening, dat wat vererfd wordt eigenschappen zijn, of althans determinanten voor eigenschappen, een groote rol gespeeld. Zeer veel auteurs meenen, dat de opvatting dat de variabiliteit welke het gevolg is van kruising ook de variabiliteit is, welke evolutie geeft, slechts een verschuiving is van de moeilijkheid. Immers, meenen zij, ontstaat op deze wijze nooit iets nieuws, maar krijgen we slechts nieuwe combinaties van bestaande dingen.

Wanneer we echter het standpunt verlaten, dat eigenschappen elk gedetermineerd zijn door een geen of door een kleine groep genen, en we zien in, dat de kwaliteiten van de organismen het product zijn van de ontwikkeling, dan volgt daaruit dat nieuwe combinaties van genen ook geheel nieuwe eigenschappen ten gevolge kunnen hebben. We krijgen door kruising ook vormen met veel meer genen en met minder genen dan de gecombineerde soorten.

In ons werk met ratten en muizen zagen we herhaaldelijk het ontstaan van geheel nieuwe dingen. Een enkel voorbeeld hiervan moet ik hier uitvoerig behandelen. De Europeesche en, de Javaansche huisrat, de Egyptische boomrat en de Javaansche boomrat, zijn allen soorten welke een ongeveer even donkere kleur hebben. Van gele ratten verschillen ze allen enorm maar genetisch verschillen ze daarvan op zeer verschillende wijzen. Als we het geen, dat huisratten meer hebben dan gele A noemen, en dat wat Egyptische boomratten hebben B, dan heeft de boomrat in Java zoowel A als B. Wanneer we nu Egyptische boomrat met huisrat paren, dan zijn de bastaarden heterozygoot zoowel voor A als voor B, dus AaBb. Zulke dieren, met elkaar gepaard geven enkele (een op zestien) gele dieren. Op geheel dezelfde wijze zagen we uit dergelijke soortkruisingen een aantal geheel nieuwe eigenschappen ontstaan, witte staartpunt, het dansen, zoowel in de huisrat-boomrat als in de veldrattengroep, en vele eigenschappen meer.

Eigenaardig was, dat in al die gevallen, waarin we later zulke nieuwigheden konden terugparen met zuivere soorten, bijna steeds bleek dat de nieuwe eigenschap kwasie „monomeer gedetermineerd” was. Immers, zulke aabb dieren verschillen in A van huisratten en in B van

boomratten. Dit feit maakt het herkennen van het verschil tusschen een geval van echte mutatie en het ontstaan van deze dubbelrecessieve kruisingsnova ongeveer onmogelijk.

Mijn man vond indertijd een voorbeeld van het ontstaan van een nieuwe eigenschap bij muizen, waarin geen twijfel aan mutatie mogelijk scheen. Immers hier kon hij aantonen dat twee dieren, welke beide, met de nieuwe „zilveren” teruggepaard slechts donkere dieren gaven, en dus homozygoot bleken, later toch zilveren in de nakomelingschap hadden. We weten nu, dat het mogelijk is, dat deze twee dieren weliswaar homozygoot waren voor een geen dat donkere meer hebben dan zilvere, maar niet voor het zelfde geen.

De nieuwere Amerikaansche litteratuur is vol van voorbeelden van „mutatie”. Dit is echter voor een groot deel het gevolg van een slordig gebruiken van den term, namelijk van het feit dat vele auteurs alle nieuwigheden welke vererfd worden mutatie noemen. Zelfs in het werk met *Drosophila* van MORGAN, BRIDGES en hun medewerkers is ongeveer nooit het werkelijk voorkomen van een mutatie aangetoond. In sommig materiaal is het nog weer veel moeilijker echte mutaties aan te toonen dan in ander en de fruitvlieg is al wel erg ongeschikt materiaal. Het is in vele gevallen mogelijk, dat als mutaties nieuwe combinaties van genen worden beschreven, nieuwe eigenschappen dus, of dat een zelfde geen tweemaal wordt „ontdekt”, daar het telkens een anderen invloed op een ander ontwikkelingsstadium heeft. Enkele malen echter kan men in den aard van het materiaal indicaties, maar vooral ook tegenindicaties vinden, welke mutatie waarschijnlijk dan wel onwaarschijnlijk maken. Wanneer we bijvoorbeeld nieuwigheden vinden in de tweede generatie na een kruising, de generatie dus waarin nieuwe genencombinaties het veelvuldigst voorkomen, dan is mutatie als oorzaak van die nieuwigheden wel erg onwaarschijnlijk. Ik denk hier bijvoorbeeld aan de nieuwigheden welke STOMPS vond in de nakomelingschap van bastaarden van vormen van *Oenothera biennis*.

Wanneer we echter in zuivere lijnen plotseling opduikende nieuwigheden vinden, is mutatie wel waarschijnlijk. De nieuwe vormen, welke NILSSON-EHLE vond in zijn tarwes en BAUR in zuivere stammen van leeuwenbekjes, zijn wel waarschijnlijk op mutatie terug te voeren. Hier echter is ook nog een ander feit in het oog te vatten. Uit proeven met *Matthiola* met dubbele bloemen van Miss SAUNDERS bleek duidelijk, dat in sommige planten de mogelijkheid bestaat dat het pollen

en de eicellen niet dezelfde erfelijke samenstelling hebben. In zulke gevallen zijn we er haast toe gedwongen een plant op te vatten als twee individuen, een manlijk en een vrouwlijk, in één lichaam. Immers we nemen als regel aan, dat stuifmeel en eicellen van een plant dezelfde genetische samenstelling hebben, en dat men dus bij kruising dezelfde resultaten krijgt, welke plant men als vader of als moeder gebruikt. Bij de voortplanting van planten, waar de eicellen en het pollen verschillende samenstelling hebben, kan het voorkomen, dat bij zelfbestuiving de nakomelingschap konstant is en gelijk aan de ouder. Toch bestaat hier een potentiële variabiliteit.

Hieruit blijkt dat zuiver vererven niet bewijst, dat werkelijk een plant vrij is van potentiële variabiliteit. Ook uit het werk van DE VRIES met *Oenothera*, speciaal uit zijn werk met dubbelreciproke bastaarden blijkt voldoende, dat groote potentiële variabiliteit mogelijk is in stammen van planten welke zuiver vererven.

Wanneer echter in de nakomelingschap van een plant welke nog een belangrijke potentiële variabiliteit bezit, exemplaren worden voortgebracht met een nieuw genotype, dan mag dat nog geen mutatie heten.

Zooals we bij de bespreking van het begrip „geen” zagen, is door de proeven van MORGAN en zijn school bewezen, dat er verband bestaat tusschen genen en chromosomen. Wanneer onregelmatigheden plaats hebben bij de verdeeling der chromosomen, dan uit zich dat soms in het phaenotype van het individu dat zich ontwikkelt uit de kiemcel.

Uit cytologisch werk van BRIDGES blijkt dat allerlei afwijkingen kunnen ontstaan door onregelmatigheden bij de verdeeling der chromosomen. Individuen met een chromosoom te veel of te weinig hebben andere eigenschappen. Verdubbeling van deelen van een chromosoom kan aanleiding geven tot een dominante mutatie.

Het ligt voor de hand, dat allerlei pogingen zijn aangewend om mutaties kunstmatig te weeg te brengen. Bekend zijn de proeven van BLARINGHEM, om door trauma nieuwigheden in mais op te wekken. Controleproeven ontbreken in dit werk, dat verder ook weinig overtuigende kracht heeft, daar we weten hoe vaak allerlei misvormingen ook spontaan en als gevolg van kruising in mais voorkomen. De proeven van McDUGAL, om door inspuitingen in het ovarium van planten mutaties uit te lokken, leiden aan het zelfde euvel.

GUYER en SMITH hebben zeer belangrijke proeven gepubliceerd.

Door zwangere konijnen ooglenssubstantie in te spuiten, verkregen ze enkele jonge dieren die met lenstroebelingen geboren werden, welke lenstroebelingen dan werden vererfd in verscheidene geslachten. Eén groote moeilijkheid is er hier, namelijk dat bij konijnen ook spontaan lenstroebelingen ontstaan, welke dan vererfd worden. Ons is een geval bekend, waarin zulk een afwijking door meerdere generaties werd vererfd. Een groot aantal controles zijn noodzakelijk. Zeker is het, dat de proeven van GUYER en SMITH zeer belangrijk zijn, en het meest van alle tot nu toe verrichte den indruk geven dat het hier gelukt is mutatie kunstmatig teweeg te brengen.

Bij bacteriën waren in het begin de „mutaties” legio tot men met culturen van één cel leerde werken. Maar ook toen werden nog steeds afwijkingen gevonden, welke vele bacteriengeneraties lang vererfd werden. Nu is het zeer twijfelachtig of men de resultaten verkregen bij meercelligen en bij eencelligen zoo maar zonder meer vergelijken mag. Bij de eencelligen toch staat de dochter in een geheel andere verhouding tot de moeder dan bij de meercelligen. Bij de eencelligen, waar de cel zich in twee deelt, is de moedercel een oogenblik later de som der twee dochtercellen. Bij de meercelligen wordt een lange weg, gedurende welken allerlei invloeden worden ondergaan, afgelegd, voor uit een ei een individu opgroeit, dat weer met de moeder te vergelijken is.

Wanneer we na kruising een nieuwigheid zien optreden, dan kan men immer nog deze als spontaan opgetreden aanzien. Immers als men zich voorstelt, dat echte mutatie plaats vindt in zuiver materiaal, dan is er geen reden om aan te nemen, dat niet ook wel eens in onzuiver materiaal mutatie kan plaatsvinden. Evenzoo redeneerden de menschen welke aan generatio spontanea geloofden in PASTEUR's tijd. Als bacteriën op rauwe aardappel kunnen ontstaan, kunnen ze ook wel op gesteriliseerde ontstaan. De moeilijkheid ligt in de bewijskracht. Wanneer namelijk bacteriën op gesteriliseerde aardappels niet ontstaan, en wanneer in zuiver materiaal niet zoo veel nieuwigheden optreden als in gekruisd, dan blijkt hieruit hoe de bewijslast rust op hen die in het onzuivere materiaal hun generatio spontanea, hun spontane variatie willen aantonen.

Kruising als oorzaak van variabiliteit heeft in het algemeen als hypothese het voordeel boven mutatie, dat het een natuurlijk proces is, dat we in alle deelen begrijpen kunnen. In werkelijkheid moeten we kunnen aantonen, dat wanneer bij een soortkruising een nieuwigheid

ontstaat, gegeven in het genotype der beide vormen, deze zelfde soortkruising telkens weer ook dezelfde nieuwigheid voortbrengt. Wanneer we zien, zooals in onze proeven met ratten, dat twee zuivere stammen naast elkaar nooit een nieuwigheid laten ontstaan, terwijl in denzelfden tijd bastaarden tusschen de beide vormen een massa nieuwigheden voortbrengen, telkens in een bepaalde getalverhouding, welke ongeveer die is waarin een dubbelrecessief novum moet optreden, dan is daarmee de oorzaak van die nieuwigheden door kruising, inplaats van door mutatie toch wel ongeveer overtuigend bewezen.

Een aardig voorbeeld is dat van de groengerande petunia. Deze heette te zijn ontstaan door kruising van twee goede soorten. Toen LOTSY de kruising later herhaalde, verkreeg hij inderdaad de zelfde nieuwigheid weer in de tweede generatie van deze soortbastaard.

Wanneer we ons eigenschappen denken als product van de ontwikkeling, dus als het gevolg van de samenwerking van een groot aantal erfelijke en niet erfelijke factoren, dan zien we ook in dat bij kruising niet louter een schudden van kaarten plaats vindt, maar dat er allerlei nieuwe genencombinaties, dus geheel nieuwe eigenschappen kunnen ontstaan. Wanneer we ons voorstellen dat alleen bestaande eigenschappen nieuw gecombineerd kunnen worden, dan moeten we inzien dat weliswaar nieuwe vormen met nieuwe combinaties van eigenschappen zouden kunnen ontstaan, maar niet hoe geheel nieuwe eigenschappen kunnen ontstaan. We kunnen ons voorstellen, hoe we door kruising van een mops met een keeshond een mops met een pluimstaart kunnen krijgen, maar niet hoe uit deze kruising een keeshond zonder staart zou kunnen opduiken.

Zooals ik hierboven aanvoerde, hebben we bij evolutie niet alleen te maken met variabiliteit en de oorzaken van variabiliteit, maar voornamelijk ook met de oorzaken van soortzuiverheid. We zagen reeds, dat dit een van DARWIN's groote moeilijkheden was. Wanneer we ons voorstellen, dat zuiverheid alleen het gevolg kan zijn van selectie, dan is niet in te zien waarom soorten zuiver zouden zijn voor onbelangrijke eigenschappen en we maken ons de moeilijkheid enorm veel groter, wanneer we per se voor elke eigenschap voor welke een groep zuiver is, ook het nut willen aannemelijk maken.

In onze gemeenschappelijke publicaties van de laatste jaren hebben we er naar getracht aan te toonen, dat in vele gevallen dit zuiver wor-



den, het verminderen van de potentiële variabiliteit van een groep, min of meer automatisch plaats vindt.

Wanneer we ons een groepje dieren voorstellen, ontstaan door kruising van een dier met den factor A en een zonder dien factor, dan zullen we in de tweede generatie de helft der nakomelingen heterozygoot vinden, Aa, en van de rest evenveel homozygoot met A, dus AA, als zonder A, dus aa. We weten nu door berekeningen van PEARL en anderen, dat wanneer we aannemen dat in zulk een groep elk individu evenveel nakomelingen heeft, de verhouding van zuiveren tot onzuiveren altijd door gelijk blijft. In schijnbare tegenspraak daarmee staat de ervaring, dat in de natuur soorten zeer zuiver zijn. Ergens moet dus deze berekening van de studeerkamer niet kloppen met de biologische werkelijkheid.

Wanneer we de feiten en de theorie nader beschouwen, dan zien we dat alleen dan van een gelijkheid in verhoudingen, en van een voortbestaan van de onzuiverheid sprake is, wanneer werkelijk elk individu evenveel nakomelingen heeft. In de eerste plaats is in de berekeningen vergeten, dat een onbegrensd voortgezette vermeerdering van een groep onmogelijk is. We weten dat in de praktijk niet elk individu even veel kansen heeft een ouder te worden van de individuen der volgende generatie. Enkele dieren hebben veel nakomelingschap, anderen daarentegen, de meerderheid, in het geheel geene.

Tevens weten we, dat elke kleine groep, welke uit een groote groep wordt geïsoleerd een kleinere potentiële variabiliteit heeft. Immers zeldzame genen hebben kans in de kleine groep te ontbreken en voor zeldzame onzuiverheden geldt hetzelfde. Telkens wanneer er in een groep geen enkel individu voorkomt dat nog onzuiver is voor een of ander geen, of wanneer integendeel geen enkel individu meer voorkomt met een of ander zeldzaam geen, vermindert de potentiële variabiliteit één punt. In een afgesloten, geïsoleerde groep kan de potentiële variabiliteit nooit grooter worden. Daarentegen kunnen op verschillende momenten en onder invloed van de meest verschillende omstandigheden zich gebeurtenissen voordoen, waarbij de potentiële variabiliteit kleiner wordt. Waar dus beide processen in een geïsoleerde groep, het grooter worden en het kleiner worden van de potentiële variabiliteit niet in de zelfde mate, maar in geheel verschillende mate mogelijk zijn, daar moet op den duur de potentiële variabiliteit automatisch kleiner worden.

De verhouding tusschen het aantal individuën dat een plaats vindt, en het aantal jonge individuën dat wordt geboren, heeft een enormen invloed op de snelheid waarmee groepen zuiver worden. Hoe grootter het aantal nakomelingen per individu, en hoe ongelijkmatiger de omstandigheden, des te kleiner wordt het aantal individuën dat werkelijk tot voortplanting komt, en dus des te sneller gaat de automatische reductie der potentiëele variabiliteit.

Wanneer we bij enkele dieren zien, hoe ze elk voorjaar weer zich voordoen in een klein aantal, hoe ze gedurende den zomer in een paar generaties zich enorm vermeerderen en dan gedurende den winter weer in massa uitsterven, dan wordt ons duidelijk hoe daar de automatische reductie van de potentiëele variabiliteit al heel snel moet gaan.

Elk proces van selectie werkt op de volgende wijze. Enkele individuen, welke een bepaalde eigenschap in bijzondere mate bezitten, worden voor de voortplanting uitgekozen, hetzij door een kweker, hetzij door nieuwe omstandigheden, waaraan ze aangepast zijn. Het gevolg is, dat de groep snel zuiver wordt voor de genen, welke deze eigenschap mee helpen vormen. Maar, daar de verhouding tusschen de gevormde kiemcellen en de individuën welke worden gekozen voor voortplanting er eene is, waardoor de potentiëele variabiliteit snel nul moet worden, is het resultaat dat niet alleen voor de geselecteerde eigenschap, maar voor alle andere eigenschappen snel zuiverheid wordt verkregen. Dat wil dus zeggen, dat zuiverheid wordt verkregen voor allerlei genen, of ze een belangrijk dan wel een onbelangrijk aandeel nemen aan de eigenschappen. En dus worden de groepen, de soorten, zuiver, niet alleen voor belangrijke, maar ook voor geheel onbelangrijke eigenschappen. In de kultuur, vooral bij polygame dieren, wordt dikwijls nog het aantal dieren, vooral vaderdieren, dat werkelijk deelneemt aan de voortplanting bijzonder sterk gereduceerd, waardoor de automatische reductie der potentiëele variabiliteit bijzonder snel gaat.

Door dit nieuwe principe, de automatische reductie der potentiëele variabiliteit, zijn we een stap nader gekomen tot de oplossing van het evolutieprobleem. Immers nu is het ontstaan van zuivere soorten gemakkelijker te begrijpen. Welke groepen kunnen nu soorten worden? Soorten zijn die groepen welke zoo zijn gesituëerd, en een zoodanige constitutie hebben, dat de oorzaken welke hun potentiëele variabiliteit reduceeren, het winnen van die welke telkens weer potentiëele variabiliteit toevoeren. Uit deze definitie blijkt ten duidelijkste dat een

zekere mate van kruising tusschen twee soorten toelaatbaar is, zoolang ze maar niet een zeker maximum overschrijdt.

We moeten in de eerste plaats hier even beschouwen, wat er gebeurt als soortkruising plaats vindt. Wanneer een bastaardindividu werkelijk blijft leven, en de kans hierop is natuurlijk niet grooter dan in die van elk willekeurig soortzuiver individu, dan zal het paren met een individu van zuivere soort. Wanneer dit proces zich herhaalt gedurende een aantal generaties, dan zal op den duur dit bastaard „bloed” geheel in de constitutie van de zuivere soort verdwijnen. Wat werkelijk gebeurt is het volgende :

Van soortzuivere individuen verschilt een bastaard door genen meer en genen minder. Het eenvoudigst is het een enkel geen te volgen: Een dier, dat onzuiver is voor een geen, dat de zuivere soort mist, zal evenveel kiemcellen met als zonder dat geen voortbrengen. De kans dus dat een enkel kind van zulk een bastaard weer onzuiver zal zijn voor dat geen, of wat dit geen betreft een genotype zal hebben als de zuivere soort, is even groot.

Omgekeerd geldt hetzelfde voor een geen dat de bastaard minder heeft, of voor hetwelk hij onzuiver is. Ook hier is de kans 50 procent dat een enkel kind weer onzuiver zal, zijn, en 50 procent dat het kind zuiver zal zijn als de individuen van de zuivere soort. Waar dus voor elk geen, waarin de bastaard nog verschilt van de zuivere soort de kans 50 procent is, dat een enkel kind zuiver zal zijn, kunnen we zeggen dat het aantal genen, waardoor een bastaard verschilt van de zuivere soort waarin het verdwijnt, in elke generatie wordt gehalveerd. Het werkelijke aantal genen waarin zulk bastaardmateriaal nog verschilt van zuiver, kan natuurlijk in een generatie wel eens wat meer of minder zijn dan precies 50 procent, maar op den duur gaat toch dit proces zoo automatisch door.

Dit is natuurlijk een extreem geval, maar we moeten inzien, dat al paart niet in elke generatie een bastaard met een individu der zuivere soort, toch op den duur dit proces voortgang heeft.

Bij het berekenen van de kans die een bastaardindividu, of een individu met eenige van de gewone norm der soort afwijkende eigenschap heeft, deze eigenschap op zijn nakomelingschap over te brengen, moeten we terdege rekenen met de getalverhouding waarin zulke individuen in de menigte voorkomen.

In 1867 publiceerde JENKINS een anonym artikel in de North Bri-

tish Review, waarin hij er op wees hoe een afwijking die ontstaat, zelfs indien ze voor het individu gunstig is, geen kans heeft zich als zoodanig voort te planten, maar hoe ze bestemd is om te verdwijnen onder de menigte. DARWIN heeft dit artikel gekend, maar heeft niet het groote belang er van ingezien. Ook NOLL heeft ten deele deze gedachtengang gevolgd. We vinden de volgende uitlating van hem: „An einzelnen Individuen auftretenden Abweichungen werden soweit sie nicht absolut dominierenden Character besitzen, bei regelmässiger Kreuzung mit normal gebliebenen Individus wieder verwischt und schliesslich wieder beseitigt werden müssen”. Ook in geval van dominantie geeft zooals we boven zagen de numerieke verhouding den doorslag.

De mogelijkheid om de voortplanting van afwijkende individuen te verzekeren ligt in hun isolatie. Het is de groote verdienste van MORITZ WAGNER dit ingezien en uitgewerkt te hebben.

We zijn hier aangekomen op een van de belangrijkste verschilpunten tusschen de natuur en de kultuur, namelijk dat wat er gebeurt na een kruising. We zagen, dat het gewone verloop in de natuur moet zijn een ondergaan van de paar bastaarden in de groote menigte van de soort, een niet te vermijden gevolg van de voor de bastaarden ongunstige numerieke verhoudingen. Het kan natuurlijk wel een keer gebeuren, dat zulke bastaarden tot een soort worden, bijvoorbeeld bij zelfbestuivende planten, of wanneer ze een hen passende leeg ecologische nis vinden. In de kultuur nu zien we meestal het volgende. Kruisingen worden met opzet gemaakt, met een bepaald vooropgesteld doel, of in de hoop nieuwigheden te krijgen. Door de genetica weten we, dat de grootste variabiliteit pas in  $F_2$  voor den dag komt, en in geval we dus kruisen om nieuwigheden te krijgen, moeten we ons oordeel opschorten, tot we deze generatie voor ons hebben. De gevallen waarin we nieuwe vormen zagen ontstaan door soortkruising zijn legio. We zagen al een paar gevallen in ons werk met ratten. Ook plantenvoorbeelden zijn er te over. Een zeer opvallend voorbeeld is dat van DE VILMORIN's bastaard van *Argemone mexicana* met *grandiflora*; In de tweede generatie van deze bastaard traden allerlei nieuwe vormen op, die we ook bij andere *Papaveraceë*n kennen, vormen met dubbele bloemen, met gefrangeerde bloemen, polycephale bloemen, en met bloemen met afwijkende aantallen kroonbladeren.

Wanneer allerlei afwijkende individuen ontstaan, ook al is hun bestaan zeer kortstondig, dan moeten we deze vormen met den term va-

riëteit betitelen. Een duidelijk onderscheid tusschen wat we gewoonlijk variëteiten noemen, en individuen welke in een of ander punt verschillen van den normalen vorm bestaat niet.

Zoolang een groep individuen nog een zekere potentiëele variabiliteit heeft, is ook daarmee het ontstaan van variëteiten gegeven. Het essentiële van een variëteit bestaat in haar onstandvastigheid. Een variëteit gaat voorbij, heeft geen toekomst. Maar nieuwe variëteiten en individuen die weer oudere, reeds bekende variëteiten representeren, duiken telkens weer op.

Met het oog op mijn hoofdonderwerp is dit opnieuw ontstaan en dit telkens weer opduiken van afwijkingen, van allerlei variëteitskenmerken van het grootste belang. De vraag doet zich nu van zelf voor, is dit ook de manier waarop soorten ontstaan? En dan moet naar ik meen, die vraag ontkennend beantwoord worden. We hebben in ons boek over evolutie een definitie van variëteit gegeven, waarin we variëteit noemden, de afwijkende individuen, die in een groep ontstaan, maar wier verhouding tot de soort een zoodanige is, dat voortdurende kruising mogelijk is. Hierin ligt vooruit opgesloten, als we denken aan wat ik hierboven zeide over de numerieke verhoudingen, dat een variëteit in het algemeen geen kans heeft een soort te worden.

Een van de kenmerkende voorwaarden voor het voortbestaan van een soort is het aangepast zijn aan de omgeving, aan een eigen ecologische nis, en de constantheid die het gevolg is van een zeer kleine potentiëele variabiliteit of althans van omstandigheden welke op den duur een verkleining van deze potentiëele variabiliteit bewerken. Hoe ontstaan nu soorten?

Ik zou dit zoo willen zeggen: Een soort ontstaat, wanneer een groep individuen met een voldoende potentiëele variabiliteit komt onder omstandigheden, waarbij zij zich als groep kan handhaven, en dan automatisch zuiver wordt voor een eigen stel genen. Tijdens dit proces kan een groep zich aan de omstandigheden aanpassen.

Een soort kan alleen blijven voortbestaan, zoolang de processen die de potentiëele variabiliteit kleiner maken, de andere processen welke de T. P. V. groter maken, in resultaat overtreffen, of althans daarmee in evenwicht zijn.

Twee soorten kunnen naast elkaar blijven voortbestaan, ook al heeft er kruising plaats, mits het aantal paringen tusschen soortgenooten voldoende in de meerderheid blijft over het aantal kruisingen. Er zal

dan soms een zône zijn met intermediaire vormen, vooral wanneer de twee soorten in de ruimte gescheiden zijn. Twee zeer naverwante soorten kunnen in de ruimte gescheiden voorkomen, maar soms ook komen twee soorten in hetzelfde gebied voor. Dan moet er echter een oorzaak zijn welke paringen tusschen individuen van verschillende soort beneden een zeker minimum houdt. De Javaansche huisrat en boomrat paren waar ze elkaar ontmoeten, en de jongen zijn vruchtbaar. Maar toch blijven beide soorten naast elkaar bestaan in dezelfde plaatsen. De reden hiervan is te zoeken in de verschillende levenswijze. Tegenover duizende paringen in de boomkruinen tusschen boomratten onderling, en duizende paringen in de huizen van huisratten met huisratten, komen nu en dan enkele paringen voor tusschen een huisrat en een boomrat. De hieruit voortgekomen bastaarden gaan dan hoogstwaarschijnlijk in de oudersoorten onder, maar het is mogelijk dat tijdelijk de potentiële variabiliteit van deze oudersoorten als gevolg van de kruising hoog genoeg is om een enkele variëteit te doen verschijnen.

J. ALLEN heeft in Noord-Amerika een onderzoek ingesteld naar de verschillende vormen van *Colaptes*, een specht. Hiervan bestaan verscheidene vormen waarvan de twee belangrijkste zijn *C. auratus* en *C. cafer*. Deze verschillen zeer veel in kleur. Beide hebben een groote verbreiding. Ruwweg kan men zeggen, dat *auratus* voorkomt in het Oosten en *cafer* in het Westen van Noord-Amerika. Tusschen de twee gebieden is een strook waar een paar zuivere exemplaren van elke soort voorkomen, maar waar verreweg het grootste aantal dieren eigenschappen van beide soorten in allerlei combinaties vertoonen. We zien dus ook hieruit, wat al *à priori* waarschijnlijk was, dat *cafer* en *auratus* verschillen in meerdere genen. Ook in de areas uitsluitend bewoond door *C. auratus* of *C. cafer* wordt een enkele maal een vogel gevonden, welke enkele eigenschappen van de andere soort vertoont.

Wat zal er gebeuren als bij twee naast elkaar voorkomende soorten de kruising zoo frequent wordt, dat ze het minimum waarbij nog twee soorten kunnen blijven bestaan, overschrijdt? De hoegrootheid van dat minimum hangt van allerlei dingen af, en zal daarom voor verschillende groepen zeer verschillend zijn. Wanneer het aantal nakomelingen van een individu zeer groot is, zooals bij visschen en insecten, en het totale aantal dat deelneemt aan de voortplanting blijft vrijwel hetzelfde, dan is de kans dat een door kruising ontstaan individu tot voortplanting komt zeer klein, veel kleiner dan bijvoorbeeld bij den

mensch of nog meer bij den olifant, waar het aantal nakomelingen zoo gering is. Overschrijdt het aantal kruisingen een zeker minimum, dan krijgen we dus één groep individuen die oorspronkelijk tot twee soorten behoorden. De potentiëele variabiliteit van deze nieuwe groep is grooter, dan die van de twee samenstellende soorten. Er zal dus één van drieën gebeuren, òf de eerste soort zal op den duur de tweede assimileeren, òf het omgekeerde vindt plaats en de eerste gaat in de tweede onder, òf wel ten derde, de nieuwe groep wordt op den duur zuiver voor een eigen stel vererfde factoren en past zich aan een eigen stel omstandigheden aan, vormt dus een nieuwe soort. Wanneer numerieke verhoudingen of aanpassing niet den doorslag geven, dan kan het voorkomen dat voor enkele eigenschappen het toeval beslist, en in dat geval is het mogelijk dat, wat deze eigenschappen betreft, de soort variabel blijft. Een eenvoudig voorbeeld hiervan is het geval, waarin een soort voorkomt in twee kleurphasen, zooals het geval is bij vele vlinders, en, om een huisdierenvoorbeeld te noemen, het geval van den takshond welke in twee kleuren, black and tan en rood voorkomt.

---

## DERDE HOOFDSTUK

### PSYCHISCHE EIGENSCHAPPEN

Onder de eigenschappen, waardoor soorten aan hun eigen omgeving zijn aangepast zijn niet alleen morphologische en physiologische, maar zeer stellig ook psychische van belang. Bij het experimenteele werk in de genetica is grootendeels de vererving van psychische eigenschappen verwaarloosd, hetzij omdat geschikt materiaal ontbrak, of doordat het onderwerp hopeloos moeilijk werd geacht. Bij den mensch is de belangstelling voor psychische eigenschappen haast nog grooter dan voor physiologische en morphologische kwaliteiten. Ook bij de studie van de erfelijkheid bij den mensch staan steeds psychische eigenschappen en afwijkingen op den voorgrond van de belangstelling. Het is ook daarom aan te raden zoo veel mogelijk een begin te maken met het bestudeeren van de vererving van psychische eigenschappen bij dieren, omdat we daar veel objektiever kunnen zijn dan bij de beoordeeling van onze medemenschen. Van groot belang lijkt dit soort werk ook, omdat het waarschijnlijk is, dat we op deze wijze een inzicht zullen krijgen in het ontstaan van nieuwe psychische eigenschappen, het ontstaan van psychische afwijkingen, evenals we het ontstaan kunnen bijwonen van kleureigenschappen.

Een van de groote voordeelen van beperking tot een of ander materiaal voor experimenten is wel, dat men dat door en door leert kennen, en dat dan kleinigheden opvallen welke een andere opmerker niet ziet. Het feit, dat de *Drosophilaspecialisten* zoo enorm veel nieuwe genen hebben leeren kennen, ligt wel aan hun voortdurend nauw contact met hun materiaal. Het is mij opgevallen, dat hoe langer ik met kleine knaagdieren werk, hoe meer mij telkens kleine verschillen opvallen, die dan bijna steeds erfelijk blijken te zijn. Maar des te frappanter wordt dan ook weer voor mij de groote eenvormigheid van werkelijk zuiver materiaal. Met andere woorden, men krijgt al obser-



veerende hoe langer hoe meer de handigheid om in materiaal dat men door en door kent erfelijke verschillen van niet-erfelijke te onderscheiden.

Het broedinstinct bij hoenders is constant verschillend bij diverse rassen. In sommige soorten is er vrijwel geen neiging tot broeden. Daar is door selectie van die hennen, welke zonder onderbreking doorleggen zuiverheid verkregen voor een genotype, waarbij geen hen tot broeden komt. In allerlei landhoenders, welke op hun eigen broeden zijn aangewezen tot vermeerdering, broeden de hennen, nadat ze een aantal eieren hebben gelegd. In weer andere, bijvoorbeeld in de Japansche zydehoenders is het broedinstinct zoo ontwikkeld, dat de hennen ook wanneer ze niet leggen tot broeden te brengen zijn, en steeds kuikens aannemen, ja nu en dan ook de hanen een neiging tot het verzorgen van kuikens en een enkele maal tot het uitbroeden van eieren vertoonen. Door het werk van BATESON zijn genen bekend geworden, welke het verschil veroorzaken tusschen diverse graden van ontwikkeling van dit instinct.

Bekend is dat verschillende psychische eigenschappen van honden worden vererfd. In vele hondenrassen zijn deze instincten en de mogelijkheid van de ontwikkeling daarvan hoofdzaak. Bepaalde rassen, met zeer bepaalde eigenschappen, voor welke zij zuiver zijn, worden steeds voor bepaald werk gebruikt. Deze specialisatie heeft stellig ook voor een groot deel bijgedragen tot de vorming van de zeer vele hondenrassen. De retriever wordt geboren met een neiging om geschoten wild op te zoeken en te apporteren. De pointer behoeft niet te leeren om vastzittend wild aan te toonen, pups van een paar weken gedragen zich vaak al op de typeerende wijze. De taks heeft een aangeboren hartstocht voor de jacht in holen, een passie voor konijnen en vossen en ratten, en een groote minachting voor al wat vliegt.

De herdershond leert het bewaken van de kudde spelenderwijs. De differentiatie is zoo sterk, dat naast elkaar vele rassen van ongeveer eender uitziende jachthonden bestaan, elk afgestemd op één soort wild. In Noord-Amerika, waar veel op allerlei wild met honden wordt gejaagd, zijn hounds welke alleen waschbeer jagen, en van nature het spoor van hazen en konijnen zonder aandacht voorbijgaan, andere weer welke alleen de vos volgen, of alleen konijnen. Zulke families worden zorgvuldig uit elkaar gehouden.

In duiven kennen we vele psychische eigenschappen welke strikt

vererfd worden, zooals het halsschudden, het tuimelen en verschillen in vliegwijze. Enkele soorten vliegen op groote hoogte in kringen rond, de hoogvliegers en de tipplers, bij anderen is het instinct het huis terug te vinden enorm ontwikkeld.

In onze proeven met ratten en muizen hebben we vele gevallen ontmoet, waar duidelijk de vererving van psychische verschillen bleek, en nog veel meer gevallen waarin het ons nog niet is gelukt, door allerlei omstandigheden, om de genen te demonstreeren, maar waarin voor ons geen twijfel aan de vererving bestaat.

Het verschil tusschen tamme muizen en wilde, tamme ratten en wilde is een vererfd verschil. Dit blijkt duidelijk wanneer we, zooals we zoo dikwijls deden een nestjong van wilde afstamming laten grootbrengen door een tamme moeder in een groot nest tamme jongen. Het dier is dan precies zoo wild als of het juist wild gevangen werd. Wanneer een tam rattenvrouwtje een gemengd nest heeft, doordat ze zoowel met een tam als met een wild mannetje heeft gepaard, dan komen in één nest twee soort jongen, tamme en wilde bastaarden. In dat geval zijn de verschillen zeer opvallend. Om een voorbeeld te geven van zulk een verschil kunnen we wijzen op zulk een nest waarvan de tamme jongen in de kooi bleven, doch alle wilde bastaarden wisten uit te breken. Merkwaardig en sprekend zijn ook die gevallen waarin bastaarden tusschen een tamme en een wilde familie samen worden gepaard. Dan komt in de tweede generatie zeer duidelijk een afsplitsing te zien, en zien we tammere en wildere dieren in één nest. Die afsplitsing is moeilijk onder woorden en nog moeilijker onder cijfers te brengen, maar duidelijk is wel, dat zij zoo gecompliceerd is, dat het niet valt aan te nemen, dat ze altijd op een enkel geen berust. We hebben zoowel gevallen waarin uit tamelijk makke bastaarden enkele veel wildere dieren worden geboren, als omgekeerd, waarin zeer wilde bastaarden sommige redelijk tamme jonge dieren gaven.

Niet alleen komt de beoordeeling van zulk een subtiële eigenschap als tamheid zeer veel op de persoon van den beoordeelaar aan, maar ook hangt de eigenschap voor een groot deel van den leeftijd van de dieren af. Er is een leeftijd, waarop zelfs de tamste muizen schuw en schichtig zijn, nl. wanneer ze net de oogen open hebben.

Ik heb vrij veel ervaring in het tam maken van kleine wilde knaagdieren. Merkwaardig is het verschil in tembaarheid van verschillende soorten. Er is geen sprake van dat de huisrat over het algemeen tam-

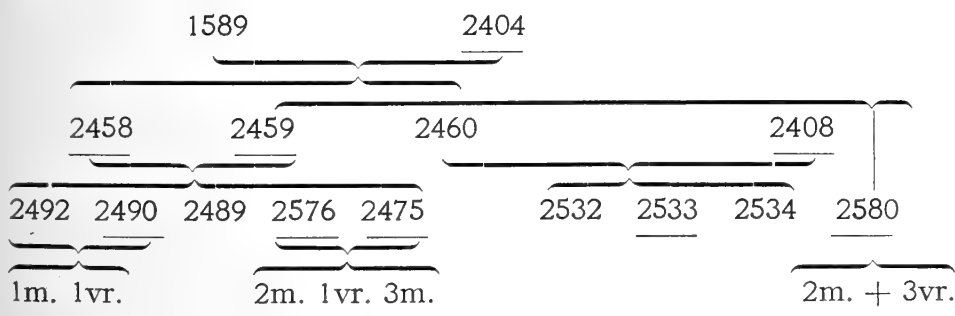
mer is dan de veldrat, eer het tegendeel. Maar de huisrat kan worden tam gemaakt, en bij zuivere veldratten is dat onmogelijk.

Ons bleek dat gekruist materiaal van ratten en muizen, ook al stamde het geheel af van wilde soorten, door selectie in een paar generaties om te fokken was tot een stam huisdieren. Hieruit blijkt ook duidelijk het bestaan van vererfde factoren welke den graad van tamheid beïnvloeden.

Het gedrag in de kooi van verschillende zuivere stammen ratten en muizen is zeer verschillend. We hebben een stammetje wilde muizen, welke in een eigenaardige gedrongen houding aan het gaas der bovenkant van de kooi hangen te slapen. Alle muizen hangen wel eens aan het deksel, waar ze ook worden gevoerd, maar in geen enkele stam blijven de dieren onafgebroken daar hangen. De vererving van deze eigenaardigheid wordt nu onderzocht.

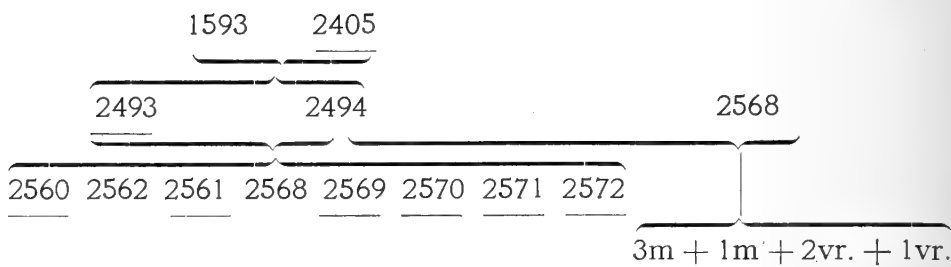
Het nestbouwinstinkt bij verschillende stammen muizen is zeer verschillend. Onze oude stam albino's bouwde in warme kamers geen nesten, en de jongen werden in het zaagsel geboren. De stam Australische muizen bouwde mooie, van boven gesloten nestjes. Merkwaardig genoeg was de afwezigheid van nestbouwinstinkt dominant, en de bastaardvrouwtjes bouwden haast geen nesten. Maar onder de vrouwtjes der tweede generatie vonden we alle gradaties in dit instinct, van dieren welke in het geheel geen nest bouwden, tot vrouwtjes welke een zeer kunstig nest met zij-ingangen construeerden. De vererving was echter zoo gecompliceerd, en de beoordeeling zoo moeilijk dat bepaalde cijfers niet zijn verzameld.

Fig. Ia.



De onderstreepte dieren in dezen stamboom zijn dieren welke de oogen dichtknijpen, de niet onderstreepte zijn normaal.

Fig. Ib.



De onderstreepte nummers in dezen stamboom zijn dieren welke de oogen dichtknijpen, de niet onderstreepte zijn normale dieren.

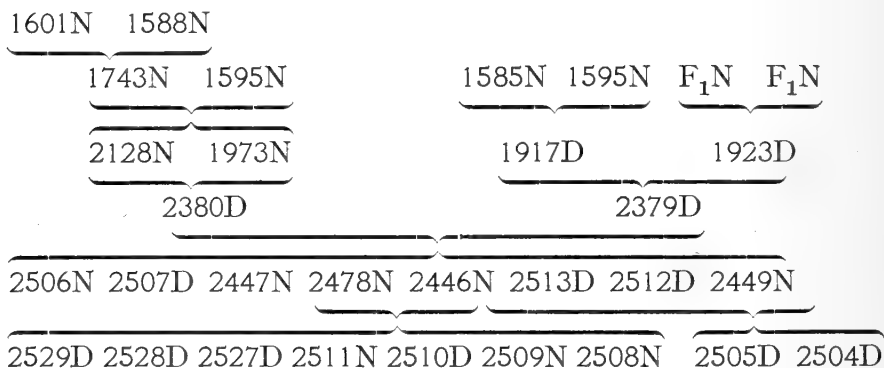


Fig. II. De nummers met N zijn normale muizen, die met D aangegeven zijn dansers. De nummers 1601, 1588, 1595, 1585 zijn  $F_1$  dieren van één Australisch mannetje en een albino vrouwtje van den Robertson-stam.

Uit dezen stamboom blijkt dat „dansen” vererfd wordt, en uit het feit dat twee dansers weer normalen geven kunnen, die dan later weer dansers geven, is af te leiden dat we twee genotypisch verschillende soorten dansers hadden.

In Berlijn kochten we een merkwaardige stam witte muizen, welke zeer constant de eigenaardigheid vertoonen van de oogen stijf te sluiten, wanneer men naar de dieren blaast, of een vinger bij hun kop brengt. Al hun jongen doen dit ook. Deze eigenschap wordt tamelijk ingewikkeld vererfd, maar is duidelijk recessief. (Fig. Ia en Ib). In bepaalde families wordt de eigenschap als een eenvoudig recessief vererfd, in andere families is de zaak ingewikkelder.

Evenals we in onze kleurverervingsserieën nieuwe kleureigenschappen zagen ontstaan als kruisingsnova, kwasimutaties, zagen we dergelijke gevallen ook bij onze psychische eigenschappen. Allereerst moeten we dan spreken over het dansen. Zooals bekend is de afwijking der Japansche dansmuis vererfd, en het gevolg van de afwezigheid van

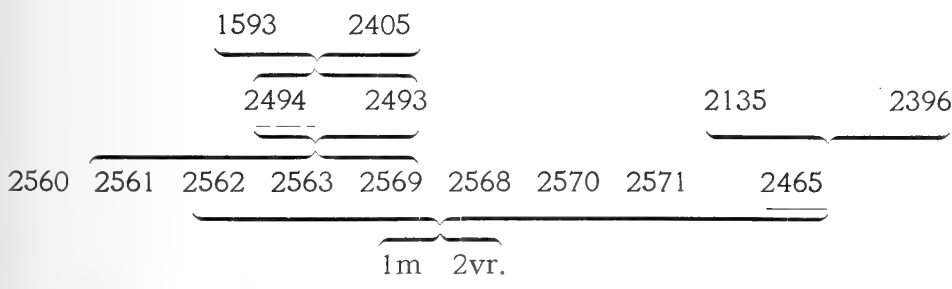
een enkel geen. Zulke dieren zijn doof, en ze draaien als dollen rond, vanaf het moment dat ze loopen leeren.

In onze muizen nu dook een dergelijke eigenschap op als nieuwigheid (Fig. II), welke echter van het Japansche dansen verschilt in de merkwaardige omstandigheid, dat de jonge dieren normaal zich voortbewegen tot ongeveer de geslachtsrijpheid, waarna ze in meerdere of mindere mate gaan dansen. Ook het dansen is iets anders dan bij de Japanners, de kringen zijn minder klein, en er is meer neiging tot het rennen in 8en.

Deze nieuwe eigenschap trad op in de tweede generatie der kruising van een stam albinos met Australische dwergmuizen, in een getalverhouding welke het waarschijnlijk maakt, dat de nieuwe eigenschap niet als een dubbel recessief ontstond, maar nog ingewikkelder is.

Deze dansmuizen maken niet den indruk doof te zijn, ook zijn ze niet zoo gedwongen in hun circusbewegingen, en kunnen ze bijvoorbeeld rustig eten. Ook is merkwaardig, dat vaak oudere dieren weer geheel normaal worden in hun gedrag. In het geheel ziet deze afwijking er min of meer uit als een verhoogde drang naar beweging.

Fig. III.



De onderstreepte nummers in dezen stamboom stellen dieren voor welke woelen, de niet onderstreepte nummers zijn normale dieren.

Bij ratten zagen we het ontstaan van dansers twee maal in verschillende kruisingen optreden. Eerst ontstonden dansratten uit de kruising van huisrat met boomrat, en later ontstonden zij weer uit de bastaarden van twee phaenotypisch geheel gelijke stammen, de veldrat uit Java en die uit Sumatra.

De eerste dansratten waren veel hulpbehoevender dan de tweede, zij konden niet klimmen en schenen doof. De dansveldratten daarentegen konden beter op zich zelf passen, konden klimmen, en denkelijk ook

hooren. In beide gevallen was de eigenschap recessief, maar in het tweede geval was de factoriale determinatie van het verschil meer gecompliceerd.

Van bijzonder interesse is het, wanneer een markante eigenschap, welke in een groep soorten onbekend is, doch wordt gevonden bij een andere verwante groep, opeens door kruising als een nieuwigheid optreedt, en dan wordt vererfd.

Geen van de door ons onderzochte stammen van huismuizen, *Mus musculus* of *Mus wagneri*, woelen. De boschmuis daarentegen, *Mus sylvaticus*, woelt. Dieren van deze soort duwen zich met den kop vooruit door los materiaal, door kaf of mos of zand, zoowel zonder aanleiding als om zich te verbergen. Muizen welke men met *Mus sylvaticus* tezamen in een kooi houdt, leeren dit woelen nooit.

De eerste maal ontdekten we een muis uit de tweede generatie van een soortkruising, welke ook deze eigenschap vertoonde. We maakten de kooi open, denkende dat het dier dood of ontsnapt was. Toen dat een paar malen was gebeurd, merkten we dat het dier zich geheel als een boschmuis onder de bodembedekking woelde. Later vonden we meer van zulke graafmuizen en is het ons gelukt de vererving aan te toonen (Fig. III). Ook hier komt het nooit voor, dat een muis het woelen, evenmin als het dansen, van een kooigenoot leert. Op het oogenblik heb ik een dansend mannetje en twee woelende vrouwtjes in eene kooi. Het dansende mannetje houdt zich op de oppervlakte op, en danst daar den heelen dag. De vrouwtjes zijn uit den weg onder het kaf. Noch de danser, noch de woelers hebben elkaar de kunst afgezien.

Uit den aard der zaak zijn zoowel de dansers als de woelers slechte moeders, het doet een nest jonge muizen geen goed, wanneer er een van de ouders twee maal in de seconde overheen holt, en wanneer een woelende moeder telkens weer uit de bodem opduikt, juist onder het nest, waarbij de jongen naar alle zijden rollen, begrijpt men soms niet hoe het mogelijk is dat er nog eenige terecht komen. Dit is ook een van de redenen waarom mijn stamboomen niet over grootere getallen loopen. Een tweede is het algemeen slecht fokken van onze dieren onder de minder gunstige omstandigheden in Buckow.

---

## VIERDE HOOFDSTUK

### EUGENETICA

Zooals de botanie en de zoölogie zich bezig houden met de studie van planten en dieren, houdt de anthropologie zich bezig met de studie van den mensch en het is dus tot deze wetenschap, dat we ons hier in de eerste plaats moeten wenden, wanneer we willen weten hoe het met de systematiek bij den mensch is gesteld.

We zagen in het geval van DARWIN, hoe een juiste appreciatie van wat hij vond bij huisdieren, onmogelijk werd, doordat het hem niet duidelijk was, of de groepen die hij hier leerde kennen met soorten of met variëteiten te vergelijken waren. Het is mijn streven geweest aan te toonen hoe noodzakelijk een scherpe definitie van deze begrippen is, en hoeveel nut we daaruit kunnen trekken bij een bestudeering van het evolutieprobleem. We dienen ons dus allereerst rekenschap te geven van het gebruik dat de anthropologen maken van deze termen, om hierna te kunnen nagaan in hoeverre dit gebruik overeenstemt met dat in aanverwante wetenschappen.

In de genetika werd in de eerste jaren na de ontdekking van MENDEL's werk de behoefte aan een scherpe definitie niet zoo sterk gevoeld als later, omdat in de eerste jaren de strekking van dit werk in verband met evolutie niet zoo duidelijk was. De eerste die eigenlijk deze noodzakelijkheid inzag was BATESON in zijn „Problems of Genetics”. In de anthropologie is de behoefte aan een duidelijke omlijning van groepen tot nu toe weinig uitgesproken geweest. Ook in de eugenetica, de studie van de vererfde factoren bij den mensch, was tot nu toe weinig behoefte aan een studie van groepen en aan een definitie. Ik ben overtuigd dat, evenals voor de genetika op een gegeven oogenblik de noodzakelijkheid bleek, het belang van de verzamelde feiten voor het evolutieprobleem na te gaan, en toen een van de vereischten was, het scherp definiëren van de begrippen soort en variëteit, ook voor de

eugenetika dit tijdstip gekomen is, wil deze wetenschap ten volle gebruik kunnen maken van de verbindingen met naverwante wetenschappen.

De eenige aanduiding in de eugenetika, dat men hier en daar een gedachte aan het soortprobleem gegeven heeft, is de vraag die men nu en dan tegenkomt, of de menschen wel eigenlijk ééne soort vormen. Over het geheel echter heeft het probleem van de vererving van afzonderlijke eigenschappen zoo zeer de aandacht van de eugenitici, dat er geen aandacht overblijft voor de groepeeringsen der individuen, precies wat ook in den eersten tijd in de genetika is gebeurd.

De zoogenaamde menschenrassen der anthropologen zouden groote groepen zijn met gemeenschappelijke kenmerken, welke vele volkeren, en bestanddeelen van volkeren omvatten. Het komt mij voor, dat er goede redenen zijn om aan te nemen, dat in vele gevallen dat wat wij gewoon zijn rassen te noemen een anderen oorsprong en een andere natuur hebben dan in andere gevallen.

Het is geenszins uitgesloten, dat oorspronkelijk een ras een werkelijke soort is geweest met een eigen vast genotype en een eigen centrum van verspreiding, welke soort, door menging met andere groepjes, en door isolatie van zulke nieuw geconstitueerde groepen, het aanzien heeft gegeven aan vele nieuwe soorten, met meer of min scherp omlijnde grenzen. Vele eigenschappen die in combinatie typeerend waren voor de oorspronkelijke soort, en welke we ook nog tezamen zien in groote gebieden waar deze oude soort in haar oorspronkelijken vorm voorkomt, vinden we in zulk een geval terug in zulke nieuwe groepen, hetzij allen tezamen, hetzij althans in combinaties, welke genoeg lijken op de origineele combinatie om het verband duidelijk te maken. Dit is wat de Deutsche anthropologen „Einschlag” noemen.

Maar het is eveneens mogelijk en zelfs zeer waarschijnlijk, dat een combinatie van twee of drie genen, welke allen tezamen van ééne soort afkomstig zijn, maar welke ook opnieuw gecombineerd kunnen worden na gescheiden te zijn geweest, wordt aangezien als van genoeg belang om de individuen welke deze combinatie vertoonen als stamverwant aan te zien. Het is zelfs geenszins buitengesloten, dat in vele gevallen een enkele vererfde ontwikkelingsfactor een zoodanige markante invloed heeft op de anatomische eigenschappen van de individuen in welke die voorkomt, dat wat lijkt op de verspreiding van een orgineel ras, niets is als de verspreiding van een enkel geen.



Het is verleidelijk om in den oogenschijnlijken chaos, in de veelvormigheid van onze medeschepsels orde te scheppen, en een voorloopige indeeling te maken naar markante eigenschappen, vooral wanneer die dikwijls in combinatie zich voordoen. Onze kynologen verdeelen ook de honden in groote groepen, in waakhonden, windhonden, jachthonden. Ook hier ligt aan deze verdeeling wel de vaag besepte idee ten grondslag, dat oorspronkelijk zulke groepen van honden afstammen van een enkelen vorm. Geen hond komt in aanmerking voor de hazenjacht, welke niet zekere anatomische en psychische eigenschappen heeft, welke het dier tot deze jacht in staat stellen. Het gevolg is, dat zulke hondensoorten allen een groote onderlinge overeenkomst vertoonen. Toch weten we in vele gevallen, dat historisch zulke honden in geen deele uitsluitend behoeven af te stammen van dergelijk gebouwde honden. We weten bijvoorbeeld, dat allerlei Europeesche honden van de uiteenlopendste rassen, welke naar Alaska worden meegenomen, voorbestemd zijn om daar de stamdouders te worden van Huskies en Malamutes, wolfachtige sleehonden, en we weten dat historisch deze sledehonden, welke in alles gelijk zijn aan den wolf toch niet getemde wolven zijn. Het zijn historisch honden, niet wolven, maar honden welke door kruising met wolven voldoende overeenstemming hebben verkregen met wolven om in concurrentie met hen te kunnen voortbestaan.

Een van de oorzaken ook wel, waardoor zoo velen als vanzelfsprekend de soorteenheid van de mensch aannemen, moet liggen in de enorme variabiliteit, welke toch ook weer een oppervlakkige blijkt, als we de groote overeenkomst door deze variabiliteit zien heen schemeren. Anatomen, welke gewend zijn dieper te zien dan de oppervlakte moet deze overeenstemming in bouw meer treffen, en zoo kan het ook niet verwonderen, als Prof. BARGE schrijft, dat het geslacht mensch geen indeeling in scherp gescheiden soorten toelaat.

Dat niettegenstaande een enorme groote variabiliteit toch een indeeling in soorten mogelijk is, wordt prachtig gedemonstreerd op elke groote pluimvee- of hondententoonstelling. Voor een leek, iemand die de hondensoorten niet elk afzonderlijk, en in hun variabiliteitsgrenzen kent, moet de eindindruk zijn, dat de variabiliteit op zulk een tentoonstelling caleidoscopisch is. Terwijl in dit geval kenners, hondenuitvoerers in deze veelvormigheid regelmaat zien, werken we als men-

schen in ons eigen materiaal, in onze stamverwanten onder de moeilijkheid, dat zulke vaste soorten met zulke vaste lijnen, al mogen ze bestaan, ons toch als zoodanig niet bekend zijn. We staan tegenover het materiaal als een zoöloog, welke voor de eerste maal een pluimveentoonstelling heeft bezocht. Zoo iemand komt thuis met indrukken van enorme wetteloze variabiliteit. Hij heeft hoenders gezien met staande en hangende, met uitgespreide, lange, kortestaarten en geheel zonder staarten, met vederen van alle kleuren, met enorm lange, en met ridikuul korte pooten, met platte, bolle, holle en zonder kammen, met vier, vijf, ja acht teenen aan elke voet. Wanneer hij geen zilverpel Leghorn heeft gezien, dan verwacht hij toch stellig zulk een dier met zulk een combinatie van eigenschappen op de volgende tentoonstelling te zien. Heeft hij op de hondententoonstelling al geen hond gezien met zwarte vlekken en hangooren en een krulstaart, dan kan er naar zijn meening toch zeker wel zoo'n hond daar zijn geweest.

Voor een hondenkenner, een hoenderspecialist bestaan de dieren op zulk een tentoonstelling uit een bepaald aantal soorten, elk zeer zuiver, en de honden welke in een stad rondloopen zijn ten deele zuivere exemplaren van een of andere soort, en ten deele bastaarden.

Al deze verschillende hondensoorten, welke met elkaar volmaakt vruchtbaar zijn, blijven toch naast elkaar bestaan. De reden hiervoor ligt in de omstandigheid dat de eigenaars er voor zorgen, dat de vrouwtjes worden gedekt door reuen van haar eigen soort, en dat bastaarden weinig kans hebben op te groeien en een of ander ras waarin ze opgaan variabel te maken. We zagen al vroeger, hoe het voortbestaan van soorten afhangt van de proportie soortechte paringen tegenover soortvreemde.

Deze proportie hangt in hoofdzaak af van de isolatie tusschen verschillende soorten, waardoor deze ook wordt teweegebracht. Uit het werk van de Amerikaansche faunisten blijkt duidelijk, hoe voor deze isolatie dikwijls op het oog schijnbaar onbeduidende oorzaken voldoende zijn.

Wanneer we nu nagaan, wat er bij de mensch mogelijk is, dan moeten we hier in de eerste plaats nazien wat de mogelijkheden zijn van het bestaan van groepen in menschen binnen een bepaalde grens, binnen de menschen van een volk, van een land. Dan moeten we dadelijk inzien dat althans theoretisch ook bij den mensch de mogelijkheid is gegeven, dat naast elkaar twee groepen voortbestaan, die voldoende van

elkaar zijn geïsoleerd om soorten te worden genoemd. We weten immers, dat een onafhankelijk voortbestaan niet onbestaanbaar is, wanneer er een zekere mate van kruising tusschen twee soorten plaats vindt.

Alles hangt er van af in welke mate huwelijken tusschen soortgenooten talrijker zijn dan huwelijken tusschen individuen van verschillende soorten. In welke mate werkelijk kruising mogelijk is zonder verlies van de identiteit van soorten, weten we niet. We weten alleen min of meer welke factoren in deze verhouding een rol spelen, zoodat zeer zeker een dergelijke studie binnen de mogelijkheden van statistisch onderzoek valt.

Slechts in zeer weinig gevallen zal het mijns inziens voorkomen, dat het begrip volk en soort zich dekken. Meestal zal wel in een volk de mogelijkheid bestaan tot onderverdeeling in soorten. Wat we hier steeds scherp in het oog moeten houden, is dat, hoezeer ook een verdeling van een volk in eenheden van hoogere orde er een is niet van willekeur, de soorten, dat zijn de kleinste biologische groepen, echte bestaande natuurlijke groepen zijn, welke we niet naar willekeur kunnen omlijnen.

Wanneer we in een volk zeer vele soorten kunnen hebben, dan moeten we ook inzien dat een onderverdeeling van dat volk naar zoogenaamde raskenmerken een veel grovere is, zoodat daarbij elke groote groep verscheidene kleine soorten kan omvatten. Wanneer we uitgaan van het denkbeeld, dat de mensch één soort is, wordt de onderverdeling naar de anatomische kenmerken van de anthropologen een voordeel. Zoodra we echter meenen dat, evenals bij de hoenders op de tentoonstelling, bij de honden van een groote stad, onherkend toch orde is in den oogenschijnlijken chaos, en vele soorten kunnen bestaan, dan moeten we ons voorloopig bij een studie van, en een zoeken naar die soorten van die anatomische onderverdeeling losmaken. Dit verandert dan natuurlijk niets aan de beschrijvende waarde van deze onderzoekingen, slechts aan hun directe bruikbaarheid voor een onderverdeeling van het materiaal, wanneer we willen, dat deze onderverdeling geheel natuurlijk zal zijn.

Het naast elkaar blijven bestaan van zulke groepen in den mensch, die we soorten kunnen noemen is het duidelijkst daar, waar zulke soorten geographisch van elkaar gescheiden zijn. Het is duidelijk dat twee groepen, aan weerszijden van een bergketen, of van een zee, ook

van een politieke grens of een taalgrens, zich gemakkelijk voldoende gescheiden kunnen houden om verschillende soorten te worden.

Een van de mooiste voorbeelden van gevallen waarin soorten naast elkaar kunnen voortbestaan in dezelfde streek, en niet in de ruimte gescheiden, zien we in het geval van kasten. Het gemakkelijkst ziet men dat systeem daar in werking waar officiëel erkende kasten bestaan, bijvoorbeeld in Indië.

In deze gevallen zijn huwlijken tusschen leden van verschillende kasten nagenoeg geheel uitgesloten en daardoor kunnen zij zich naast elkaar handhaven. Wat meer zegt, zulke kasten kunnen zich op den duur, evenals soorten in de natuur door een soort natuurlijke selectie aanpassen aan hun milieu, evenzeer als elke kaste zich zijn levensomstandigheden, gewoonten, gebruiken en wetten zoo kan inrichten als met het genotype van de soort het best in overeenstemming is. In de uiterst zeldzame gevallen waarin huwlijken tusschen leden van verschillende kasten voorkomen, gebeurt principiëel hetzelfde wat in de natuur gebeurt bij soortkruising. Een individu, dat trouwt in een vreemde kaste, wordt bij deze geteld, en behoort met zijn of haar nakomelingschap verder tot deze kaste, net als de bastaardratten ten slotte biologisch gesproken hetzij bij de huisrat of bij de boomrat behooren. Ook hier zullen we dan natuurlijk een tijdelijke verhooging van de potentiële variabiliteit moeten verkrijgen welke gaandeweg, door absorptie van de veroorzaakte onzuiverheid weer verdwijnt. Het is van groot belang de oorsprong van kasten na te gaan. Nieuwe kasten ontstaan nooit of nagenoeg nooit door afsplitsing van oude, maar bijna steeds door immigratie. Een nieuwe groep dringt van buitenaf in, als veroveraars, maar ook wel als veroverden, of als meegebrachte slaven, en houdt zich dan verder steeds als een soort van de anderen afgescheiden. Ook door catastrofes kunnen nieuwe kasten ontstaan, wanneer een groep menschen gezamenlijk in ellendige levensomstandigheden geraken, waaruit ze zich niet meer kunnen opwerken. Na een overstroming in China, waarbij duizenden have en goed verloren en op schepen vluchten moesten, bleven deze menschen tezamen en vormden de Tan Kai, welke nog altijd bij Shangai en Hongkong op hun sampans huizen, zonder grondbezit.

Ook in onze Westersche landen komen kasten en komt het systeem van kasten min of meer erkend voor. De duidelijkste voorbeelden zijn natuurlijk die, waarbij het soortverschil zeer opvallend is, zooals in

Noord-Amerika in het geval van de negers, en nu ook van de Mongolen, die daar nu afzonderlijk kasten vormen. In Europa hebben we overal Zigeuners, welke zich nergens met de gezeten bevolking vermengen en een eigen kaste, een eigen soort, met eigen tradities, gebruiken en idealen blijven vormen.

Maar het is heel duidelijk, dat ook in minder direkt opvallende gevallen zulk een kastenverdeeling ook in onze Westersche landen bestaat. Traditie neemt hier de rol over welke gelaatskleur of geografische ligging in andere gevallen toekomt. Min of meer duidelijk, min of meer opvallend zien we in vele volkeren het bestaan van twee lagen in de bevolking, van een regeerende en een geregeerde klasse. Het meest opvallend is een dergelijke verdeeling uit den aard der zaak altijd in een vreemd land, waar de reiziger min of meer onbevooroordeeld staat tegenover zulke min of meer openlijk hostiele kasten. Hiermede wil ik geenszins beweren, dat het mij waarschijnlijk lijkt, dat telkens in zulk een geval slechts twee soorten bestaan, ook lijkt me het aantal partijen, dat aan een volksvertegenwoordiging deelneemt geen maatstaf voor het aantal soorten. Het is toch zeer goed mogelijk zich voor te stellen, dat een of andere soort te weinig belangstelling heeft in politiek om actief deel te nemen. Daar tegenover staat dat een numeriek betrekkelijk kleine soort zoo geschikt kan zijn voor het regeeren en wat daar aan vast is, dat zij telkens weer op allerlei wijzen aan de regeering komt, ook al vormt ze slechts een volstrekte minderheid.

De uitspraak, dat alle menschen gelijk zijn, wordt nog steeds hier en daar gehoord, al is eigenlijk niemand van die gelijkheid overtuigd, behalve misschien een enkele zendeling. Het schijnt onmogelijk te zijn om niet onmiddellijk aan het idee soortvreemd het idee inferieur vast te knopen. Dit is ook heel goed te begrijpen. Naast de mate van aanpassing aan het milieu is conformiteit aan het normale type een objectieve maatstaf voor superioriteit. Afwijkende individuen, welke niet overeenkomen met het gewone, normale type, zijn inferieur. En dus moet naar deze standaard gemeten ook een individu van een andere groep, welke in zijn eigenschappen ook afwijkt van wat in ons type gemiddeld en normaal is, ons inferieur voorkomen. Zoo komt men tot vragen als die welke we eens op een anthropologisch privatissimum in Californië als thema namen: „Is the negro inferior?” Deze vraag is mijns inziens onmogelijk te beantwoorden, daar een onpartijdige beoordee-

ling uitgesloten is. Er is natuurlijk een manier om te trachten zich een objectief oordeel te vormen, namelijk wanneer we onze beoordeeling over grootere groepen dan alleen den mensch uitstrekken. Zoo kan men vragen bij elk verschilpunt weer, welk van twee menschenrassen het verst zich van aapachtige stamouders heeft verwijderd. Om een voorbeeld te nemen: Apen en menschen hebben in den regel sluik, recht haar, Kaukasiers ook. Maar negers hebben heel ander haar, kroeshaar; dus zijn ze in dit punt minder aapachtig en superieur. In het licht van deze redeneering is het aardig om de pogingen te zien van de negers en mulatten in Amerika om dit superieure kenmerk weg te werken. Ik ontmoette een negermeisje, dat er een specialiteit van maakte om bij vriendinnen en kennissen het haar met stijfjel en een strijkijzer zoo te bewerken, dat de kroes er glad uit ging.

Het is menschelijk onmogelijk om bij de beoordeeling van een vreemd ras elk individu niet te beoordeelen als medelid van onze eigen soort. In een groep blanken is een neger per se inferieur als medelid van de soort. Immers door hem op te nemen in de soort wordt deze variabel, en wordt de kwaliteit van de toekomstige leden van de groep onzeker. Wat voor een neger in een groep blanken geldt, geldt evenzeer voor een Europeaan in een groep Japanners, voor een Arabier in een groep Hottentotten.

Overall waar twee soorten in verschillende mengverhoudingen voorkomen, is de kans groot dat een van deze soorten niet tot haar volle recht komt, namelijk in zoo verre als het haar niet mogelijk is het voor zich meest geschikte milieu te zoeken of te vormen, maar ze zich naar de andere soort moeten schikken. Wanneer de potentiële variabiliteit van zulk een soort groot genoeg is, bestaat natuurlijk de mogelijkheid voor de soort zich aan deze, oorspronkelijk ongunstige condities aan te passen. Dit is zeer duidelijk het geval met de negerbevolking van de Vereenigde Staten.

De ethische redenen, die ons den mensch als ééne soort willen doen beschouwen, behooien zeer zeker geen gewicht in de schaal te leggen bij een biologische beoordeeling van den mensch. In de praktijk wordt een biologisch verschil in soorten natuurlijk al lang erkend. Elk volk voelt zich als het ware superieur over de omgevende volkeren. Dit komt prachtig te zien in volksliederen, welke steeds de roem en de superioriteit van het eigen volk zingen. Als men verscheidene jaren in verschillende landen langen tijd woont en meer in kontakt komt met

verschillende lagen van verschillende volkeren, dan ziet men duidelijk hoe ieder volk zich superieur voelt ten opzichte van andere en voornamelijk afkeurende kritiek uitoefent, daar waar de verschillpunten het duidelijkst zijn. Ik ben er van overtuigd, dat een algemeene erkenning van de genetische ongelijkheid van verschillende volkeren niet alleen, maar van verschillende soorten in een volk, bijdragen zal tot groote verdraagzaamheid, en tot een pogen om elkaar beter te begrijpen. Pas als we hondenrassen kennen en te onderscheiden weten, kunnen we dieren waardeeren welke we eerst inferieur achtten, omdat we nu weten op welke kwaliteiten we in de verschillende rassen letten moeten, als we ze willen appreciëren.

Op het eerste gezicht lijken natuurlijk de pogingen van de laatste jaren om het intellect objectief te meten, bruikbaar om een maatstaf van geestelijke superioriteit en inferioriteit te verkrijgen. Willen deze „mental tests” een juiste maatstaf zijn, dan moet ook het materiaal, dat we vergelijken werkelijk vergelijkbaar zijn. Op de Californische scholen is een zeer gemengde bevolking, samengesteld voor meer dan de helft uit kinderen van ouders van verschillende rassen. In de laatste jaren is daar een streven om in plaats van toelatingsexamens gedeeltelijk deze „mental tests” te gebruiken, omdat men op deze manier zuiver het intellect meent te beoordeelen, onafhankelijk van meerdere of mindere schoolkennis. Nu blijkt duidelijk, dat de verschillende volkeren, de verschillende soorten daar zeer verschillend goed bij afsteken. Duidelijk is dat de intellectuele rijpheid bij, laat ons zeggen, Italiaansche kinderen niet gelijkvalt met die van Zweedsche of Hollandsche. Ook waar getracht werd in die scholen een norm te vinden om den voedingstoestand te beoordeelen, bleek al gauw hoe de soort waartoe de kinderen behoorden van groot belang was. Men kan niet uit den leeftijd en het aantal ponden dat een kind weegt, beslissen of het ondervoed is of goed gevoed, als we negertjes en Siciliaantjes op dezelfde schaal zetten.

Het groote aantal soorten in de bevolking, vooral daar in Californië, moet ook wel de voornaamste factor zijn voor het feit, dat het onderwijs op de scholen op zulk een laag peil staat, omdat klassikaal onderwijs onmogelijk recht kan doen wedervaren aan zulke gemengde groepen. Een gevolg hiervan is ook dat èn door het afvallen van vele leerlingen, èn door het wegvallen van het klassikale element, het onderwijs beter wordt, zoodat er een enorm onderscheid is tusschen het werkelijk

zeer goede hooger onderwijs en het zeer inferieure lagere en middelbare onderwijs.

De oplossing van deze groote moeilijkheden in dit nieuwe land geschiedt min of meer automatisch. Er wordt zooveel mogelijk naar gestreefd het klassikale karakter van het onderwijs te temperen en methoden worden beproefd, waarbij het onderwijs geheel geïndividualiseerd is. Op den duur zal ook waarschijnlijk meer eenheid in het volk komen, en op die wijze een betere samenwerking en een grootere eenvormigheid resulteeren.

Is eenvormigheid, soortzuiverheid in een volk gewenscht? Het komt mij voor, dat hoe grooter de eenvormigheid in een land is, hoe grooter de vrijheid van de individuen zal zijn. Immers de wetten en regels in een land zijn gekristalliseerde gebruiken. Waar deze werkelijk de gebruiken en de gewoonten van alle individuen voorstellen, brengt het gehoorzamen aan zulke wetten geen onvrijheid mee. Hoe grooter de gelijkheid is tusschen de groep menschen welke de wetten van een volk maken, en de geheele bevolking, des te minder wrijving zal er voorkomen.

Bij het beoordeelen van de wetten en gebruiken van een ander land, moeten we trachten ons te abstraheeren van wat wij als recht en als vrijheid voelen in ons eigen land. We kunnen niet een volk veroordeelen als achterlijk, omdat het geen behoefte gevoelt, aan wat wij noodzakelijk achten. Geheel verschillende volkeren zullen ook geheel verschillende wetten maken, en het is kennelijk in het belang van de algemeene vrede en welvaart, wanneer twee volkeren welke niet gelijk voelen, zich, indien eenigszins mogelijk, van elkaar afscheiden, als dat door het trekken van een politieke grens mogelijk is. Ook is het niet buitengesloten, dat twee verschillende menschensoorten welke doorelkaar gemengd voorkomen, tot op zekere hoogte hun eigen wetten en gebruiken hebben. Het zou geen onvrijheid beteekenen voor de witte bevolking van de Vereenigde Staten wanneer de negers andere, afzonderlijke huwelijkswetten maakten, maar aan den anderen kant is het natuurlijk uitgesloten, dat de wetten verschillend kunnen zijn als ze het algemeen belang aangaande zaken regelen. In de praktijk komt bij het voortbestaan van twee goed zichtbaar verschillende soorten in een land ook bijna steeds de verhouding neer op een verschil in gewoonten, en zooal niet op werkelijk verschillende wetten, op een verschillend strenge toepassing. Er is geen sprake van dat voor de wet



blanken en zwarten gelijk zijn al zijn op papier de wetten gelijk, maar in landen als Zuid-Afrika en Noord-Amerika worden sommige wetten veel strenger toegepast op zwarten als op blanken en andere weer omgekeerd.

Het geval, waar twee groepen in een land het strengst tegenover elkaar staan, is dat, waarin een volk als overheerschers in een land indringt. Biologisch is het standpunt van de veroveraar te verdedigen, die in geval de veroverden zich niet willen mengen, deze uitzet uit het land. SONTAG drukt dit als volgt uit: „Als het Duitsche keizerrijk land noodig heeft voor vestiging, opdat het volk niet belemmerd zal worden door gebrek aan ruimte, en om de macht van zijn volk te vermeerderen, dan moeten we dit land nemen, wanneer een oorlog, waartoe we gedwongen worden, ons daartoe de gelegenheid biedt. Maar, en dit dienen we allereerst in het oog te houden, nieuw gewonnen land moet bevrijd worden van een bevolking, welke ons nationaal en politiek karakter zou schaden.”

In gevallen van kolonisatie is het gewoonlijk niet mogelijk voor de koloniseerende mogendheid om in te zien dat de oorspronkelijke bewoners daar rechten hebben. Deze rechten worden slechts gerespecteerd zoo lang als ze niet indruischen tegen de belangen van de indringende soort. In vele gevallen worden hun belangen op dezelfde manier en in denzelfden geest op zij geschoven als de rechten van de flora en fauna van het land. Dergelijke praktijken, en vooral dergelijke verhoudingen tusschen soorten als slavernij, berusten op een instinctmatig inzicht dat zulke anders uitziende wezens toch niet tot onze soort behooren, en daar wij menschen zijn, dus niet echt en niet heelemaal menschen zijn. En dat, niettegenstaande het populaire idee dat alle menschen broeders zijn. Overal waar wij, Europeanen, samenleven moeten met zwarten of met anders gekleurde menschen, gaan we op den duur deze menschen beschouwen als een deel van het landschap en zeker niet als equivalente medemenschen. Mij is een geval bekend van dames welke in een afgelegen meer baadden en een inlander posteerden om hen te kunnen waarschuwen als er iemand mocht aankomen, zonder dat het in haar opkwam dien inlander als iemand aan te zien!

Soorten blijven, zooals we zagen, dan gescheiden, wanneer het aantal huwelijken tusschen de soorten beneden een bepaald minimum blijft. Hieruit volgt dat in een bepaald land de evolutie, het vormen en

weer versmelten van soorten in hooge mate van allerlei op het oog weinig essentiële dingen afhankelijk is. De vorming van stadjes en dorpen, maakt soortjes uit een meer homogeen verspreide bevolking. Zulke soorten zijn typisch te herkennen aan speciale kleederdrachten en aan locale gebruiken, vaak ook aan een eigen tongval. Zulke dingen zijn meer homogeen dan een werkelijk zichtbaar anatomische eigenaardigheid, vooral ook doordat, zooals we zagen in ons voorbeeld van de tentoonstelling, variabiliteit zoo gemakkelijk het bestaan van een type onduidelijk maakt. Met een levendiger verkeer, met de ontwikkeling van een spoorwegnet, hebben de kleine onder deze soortjes neiging te verdwijnen. Het langst zullen natuurlijk die standhouden welke ook geographisch geïsoleerd zijn, eilandbevolkingen, of waar een speciale defensieve geest in een groep heerscht.

Wat gebeurt er als zulke groepjes verdwijnen? De menschen die vroeger de kleederdrachten droegen, en hun kinderen verdwijnen zelf niet. Maar we kunnen alleen zeggen, dat zulke groepen zich oplossen in een groote menggroep. Individuen die uit hun eigen stadje naar de groote stad emigreeren, gaan daarmee voor hun locale soort verloren. Op den duur krijgen we toestanden, waarin de mengsoort de boventoon voert, en waarin in dit substratum de kleine resten van locale soorten liggen als kleine eilandjes. Op die manier ontstaat een groote massa menschen, welke te samen een volk vormen, een groote groep, eene soort. Maar het is duidelijk, dat de homogeniteit in zulk een groep secundair is, en dat zulk een volk niet dezelfde constitutie behoeft te hebben als de individuen die vroeger, voor er locale groepjes waren, daar in dat territorium hebben geleefd. Er is geen sprake van dat bijvoorbeeld tegenwoordig in Nederland een nauwkeurig statistisch anthropologisch onderzoek duidelijke gevolgtrekkingen mogelijk maakt omtrent de natuur van de groepen, die oorspronkelijk deze bevolking hebben saamgesteld. Of althans dient bij een dergelijk onderzoek rekening gehouden te worden met het tijdelijk bestaan van allerlei kleinere soorten.

De eenheid in zulk een volk, dus in de menggroep welke bestaat uit allerlei door elkaar gemengde groepjes, is niet zoozeer altijd positief, dus terug te voeren op een werkelijk kleine potentiële variabiliteit als wel negatief, gevolg van het ontbreken in de groep van differentiërende soortgrenzen. Dit komt het duidelijkst uit, wanneer we de eenheid beschouwen van een zonder twijfel zeer heterogeen mengsel, zooals de bevolking van de Vereenigde Staten. Ook hier is een zekere eenheid,

saamhoorigheid, welke het mogelijk maakte om een samenwerking en een eenheid van streven te bereiken tijdens den laatsten oorlog. Inderdaad kwam mij deze eenheid alle verwachtingen overtreffend voor. Ook in andere dingen is de eenheid en eenvormigheid verrassend groot daar, en dat blijkt in kleinigheden, bijvoorbeeld in het merkwaardige feit dat daar in dat enorme land nagenoeg elk begin van een locale bouworde ontbreekt, dat schuren en huizen op boerderijen overal precies eender zijn, dat de winkels in het Oosten, in het verre Westen en in het Noorden precies dezelfde waren uitstallen.

Zulke groote mengsoorten zijn niet homogeen, maar toch moeten we ze als soorten opvatten, immers hun situatie en constitutie is een zoodanige, dat op den duur hun potentiële variabiliteit kleiner moet worden, en dat ze op den duur een eigen type zullen verkrijgen. Dergelijke groote soorten zijn het duidelijkst naar buiten afgegrensd. De taal is een groote band en ook de politieke grens. Het is wel heel duidelijk, dat het aantal gemengde huwelijken tusschen Duitschers en Fransen, tusschen Duitschers en Hollanders zoo klein is, in vergelijking tot het aantal huwelijken tusschen Hollanders onderling en Duitschers onderling, dat dit op den duur deze groote groepen als soorten van elkaar gescheiden houdt, ook al lijkt door het voorkomen van menging langs de grenzen deze soorteenheid niet zoo groot, als ze in werkelijkheid is. Naar buiten zijn altijd zulke mengsoorten representatief. Wanneer we hier Duitschers ontmoeten dan zijn dat Duitschers van de steden, van het groote mengsel, en niet vaak representanten van een of andere nog bestaande locale soort.

We hebben hier telkens gesproken over groepen en groepeerings. Als we de eugenetische litteratuur van de laatste jaren doorzien, dan blijkt ten duidelijkste dat dit punt, de studie van groepen en groepeerings, niet in het centrum van interesse heeft gelegen. Als we eerlijk willen zijn, dan moeten we erkennen, dat de eugenetika zich den laatsten tijd heeft ontwikkeld tot een studie van de vererving van eigenschappen bij den mensch, en niet van evolutie bij den mensch. Het idee dat aan veel van dit werk tot basis heeft gediend, is, dat we, wanneer we slechts voldoende ervaring verzamelen over de vererving van nuttige en schadelijke eigenschappen bij den mensch, op den duur zullen kunnen ingrijpen en ter verbetering van het „ras” iets zullen kunnen bereiken.

Toen met de opbloei van de genetika het verlangen opkwam na te

gaan of de daar gevonden regels en wetten ook op den mensch van toepassing waren, lag het voor de hand, dat men naar geschikt materiaal ging zoeken.

Al werd hier en daar een geval gevonden, waar de kondities min of meer overeen kwamen met een genetisch experiment, toch waren deze gevallen gering in aantal. Ze zijn in zoo verre van groot belang, dat hier blijkt dat dezelfde regels en wetten gelden. Experimenteeren is natuurlijk uitgesloten, maar het gemis van het experiment is niet zoo groot, als dikwijls wordt gedacht. Immers het materiaal zou in elk geval bijzonder ongunstig zijn. Het betrekkelijk kleine aantal nakomelingen, de late geslachtsrijpheid, maken dat het materiaal nog ongunstiger is dan de grootere huisdieren al zijn.

Ook bij de grootere huisdieren is weinig direkt geëxperimenteerd, en ook hier is het experiment vrijwel overbodig. Hier kunnen we veel doen door te besluiten naar analogie van proefnemingen met kleinere, beter geschikte dieren. Wanneer we nagaan, welke bronnen de eugenetici ten dienste staan, dan zijn dat de gegevens verzameld door klinieken en poliklinieken, en statistieken. Aan dit materiaal kleeft de groote fout, dat het niet verzameld is voor het doel waarvoor we het wenschen te gebruiken, en dus weinig bevredigend is. Dit is een dergelijk geval als dat, waar een Geneticus probeert te werken met stamboekgegevens, en zich dan volkomen onbevredigd voelt.

Dit doet niets af aan de waarde van het materiaal, dat immers met een heel andere bedoeling verzameld werd.

Onze kleine proefdieren, welk ons in staat stellen groote getallen te verzamelen, zijn veel beter proefmateriaal dan de mensch. Om aan dat bezwaar zooveel mogelijk tegemoet te komen, wordt vaak door eugenetici gebruik gemaakt van vele stamboomen, en worden eenvoudig cijfers bijeengeteld.

Dit nu is ontoelaatbaar. Wanneer we in een familie muizen in een tweede generatie vijftig dieren hebben, waaronder een aantal albinos, dan is dat een veel duidelijker geval, dan wanneer we twintig menschen-families bij elkaar tellen om zestig individuen te vinden, waarbij een percentage albinos.

Elke statistische behandeling van materiaal, hoe belangrijk ook voor oriënteerend onderzoek brengt groote gevaren mee. Wanneer we de vererving van de kleuren zwart en wildkleur bij konijnen willen bestudeeren, en daartoe families samentellen waarin jongen van beide kleu-

ren worden geboren, dan kan het zijn dat we niet weten, dat er zoowel recessieve als dominante zwarten zijn, en in dat geval moeten we natuurlijk uitkomsten krijgen, welke geheel afwijkend zijn van wat er in werkelijkheid gebeurt in elk van de twee gevallen.

Davenport in Amerika is het hoofd van de Amerikaansche statistische eugenetische richting. We mogen bewondering hebben voor den ijver en de grootsche opzet van het werk, maar de wetenschappelijke waarde van dit soort werk is buiten verhouding klein, zooals gelukkig ook in Amerika erkend begint te worden. Het is mogelijk, dat in zulk statistisch materiaal de over verschillende tijdperken getrokken conclusies niet met elkaar kloppen, vooral omdat het gevaar bestaat van een bewuste of een onbewuste groepeeringsrichting. Het kan de eenheid van het volk in de Vereenigde Staten slechts bevorderen als de immigratie daar geheel of gedeeltelijk beperkt wordt, maar van een biologisch standpunt is het van het meeste belang na te gaan in hoeverre de verschillende soorten onder de immigranten zich al of niet mengen met de aanwezige bevolking.

Klinische en poliklinische gegevens zijn ook niet verzameld met het oog op het werk waarvoor ze in deze gevallen moeten dienen, en zijn daardoor onvoldoende. Deze gegevens betreffen voornamelijk pathologische afwijkingen, en het is dus geen wonder dat deze in een lijst van menselijke eigenschappen, omtrent wier vererving wij wat weten, rijkelijk vertegenwoordigd zijn. Tot op zekere hoogte is dit ook het gevolg van de omstandigheid dat het op het eerste gezicht lijkt, dat het van practisch belang is de vererving van ongewenschte afwijkingen te leeren kennen, met een oog op de bestrijding van deze afwijkingen. Gedeeltelijk hebben we ook hier te maken met dezelfde omstandigheid, welke maakt dat er van den kant van de practici meer belangstelling is en gemakkelijker geld los komt voor proeven met het materiaal, dat die menschen direct interesseert, dan voor materiaal waarvan de waarde ligt in het geschikt zijn voor het onderzoek. De algemeene basis welke aan zulk werk ten grondslag ligt is het voornaamste. Dit is voor velen onvoldoende duidelijk. Waarmee zijn nu deze pathologische afwijkingen bij den mensch te vergelijken? Hierop moet mijns inziens het antwoord luiden „met variëteiten”. Evenmin als variëteiten in planten en dieren als zoodanig blijven bestaan op den duur is dit hier het geval. Er zijn natuurlijk uitzonderingsgevallen waarin ongewenschte afwijkers te zamen zoo worden geïsoleerd, dat ze een soort vormen. We kennen zulke

groepen van minderwaardige mensen hier en daar in de bergen in Zuidelijke staten van Noord-Amerika,

Maar dit zijn uitzonderingen. Als we nagaan wat in het algemeen het lot is van zulke afwijkers, dan zien we, dat waar niet de afwijking zelf het individu van de voortplanting uitsluit, het huwelijk met een normale regel is. Hoewel in veel gevallen een dominantie schijnt te bestaan, moet toch door de numerieke verhoudingen op den duur, zooals we zagen in onze dierenvoorbeelden, zulk een afwijking te loor gaan. Het is evenwel zeer begrijpelijk, dat men, daar in de maatschappij andere factoren een grooter rol spelen dan die waarmee we in het planten-en dierenrijk te maken hebben, ik bedoel hier het geestelijk milieu, probeert den invloed van zulke afwijkers zoo gering mogelijk te maken. Het is echter noodig, dat we er ons rekenschap van geven, dat we dan slechts palliatief te werk gaan, en dat we dus handelen als de geneesheer die bij een patient symptomatisch hoofdpijn en neusbloeding behandelt, en daarmee natuurlijk een zeker, voorloopig, succes heeft. Dit succes is uit den aard der zaak slechts tijdelijk, terwijl radicale verwijdering van adenoiden uit de neus, de oorzaak van beide afwijkingen, een blijvend succes kan hebben. Zoo gaat het ook met de pathologische en allerlei andere ongewenschte eigenschappen bij den mensch. Ook hier is een onderzoek naar de oorzaak van het ontstaan dier afwijkingen noodzakelijk.

We hebben aan voorbeelden bij planten en dieren gezien hoe kruising de oorzaak is van variabiliteit, hoe daardoor nieuwe eigenschappen ontstaan. Dit kunnen natuurlijk nuttige, onverschillige, maar ook pathologische zijn.

Een mooi voorbeeld van het ontstaan van een dergelijke voor het voortbestaan van de soort ongewenschte eigenschap, is het ontstaan van het dansen bij ratten en muizen. Het lijkt me, naar analogie, voldoende duidelijk, dat ook bij den mensch kruising de oorzaak is van allerlei ongewenschte, pathologische nieuwe vererfde eigenschappen. Evengoed kunnen natuurlijk ook nieuwe gunstige eigenschappen ontstaan.

We zagen al bij het bespreken van mutatie, dat aan factorenrecombinatie na soortkruising een veel grootere rol is toe te schrijven dan aan spontane variatie. En we weten nu, dat voor het geheel nieuw ontstaan van afwijkingen een nieuwe combinatie van erfelijke factoren van twee soorten de oorzaak kan zijn.

Door het kruisen van twee soorten kan een eigenschap optreden, welke in geen van beide stamsorten ooit optreedt. Het meest opvallend is wel, wanneer kruising van twee geheel gelijke soorten een afwijker doet ontstaan.

Albinisme bijvoorbeeld moet overal daar optreden, waar twee vormen zich kruisen in welke de factorenreeks welke noodig is voor pigmentatie niet dezelfde is. Albinisme is een vrij vaak voorkomend verschijnsel bij mulatten en bij gekruiste families in Nederlandsch-Indië, ik nam zelf een paar gevallen waar en hoorde van onderwijzers van nog eenige andere. Er is geen sprake van, dat de variabiliteit welke het resultaat is van kruising tusschen menschenrassen slechts zoo ver gaat als de verschillen tusschen de gekruiste vormen. Wij, Hollanders, maar vooral die onder ons welke in ons Indië waren, kennen de enorme variabiliteit onder Indo-Europeanen. De gelaatskleur varieert zoo sterk in Indofamilies, dat er individuen geboren worden met een kleur welke vele graden donkerder is dan die van den donkersten inlander. De opvallend negerzwarte Indo's welke op Java een enkele maal voorkomen hebben een huidkleur, welke stellig een geheel nieuwe eigenschap mag worden genoemd.

In Rehobother bastaardfamilies, door E. FISCHER onderzocht, komt een gegolfde haarvorm voor als een nieuwe eigenschap, tengevolge van kruising ontstaan.

In een gekruiste bevolking is zeer stellig altijd de variabiliteit een veel grootere dan te verwachten zou zijn uit de vormen, welke het mengsel leverden, wanneer bastaarden ongeveer intermediair en ongeveer constant waren. Of werkelijk in zeer gekruiste groepen nieuwe pathologische afwijkingen, nieuw voor de groep, meer voorkomen dan in zuivere, zooals op het eerste gezicht lijkt, zou statistisch onderzocht kunnen worden. Tot op zekere hoogte is het mogelijk, dat het feit, dat zoo enorm veel meer afwijkingen, ook psychische, in de steden worden gevonden dan op het land, een gevolg is van de omstandigheid, dat ook de afwijkers van het land naar de steden komen om zich te laten behandelen, maar het komt me voor, dat dat slechts ten deele de oorzaak kan zijn, en het is op het eerste gezicht zeer waarschijnlijk dat in zuivere groepen, zooals ze op het land meer moeten voorkomen dan in de steden, het voorkomen van dergelijke afwijkers welke voor de eerste maal in hun familie optreden, ook een grootere zeldzaamheid is.

De gewone gevallen van afwijkingen, anatomische of psychologische,

welke we in hun vererving kunnen volgen, zijn uit den aard der zaak gevallen waarin de afwijkende individuen een enkel geen meer of minder hebben dan hun normale familieleden. Meer gecompliceerde gevallen kan men natuurlijk niet generaties door volgen, met het gemak dat voor zulk een onderzoek in dit weinig belovende materiaal noodig is. Maar we zagen in onze voorbeelden van dieren, dat zulke eigenschappen welke in een aantal generaties berusten op de afwezigheid van een enkel geen, toch kunnen ontstaan als dubbelrecessief. Tegenover een der stamsoorten is de nieuwigheid eenvoudig recessief, maar dit maakt het ontstaan als verliesmutatie zeker niet waarschijnlijk.

Ook de omstandigheid dat we alleen de vererving kunnen volgen van genen, welke een invloed op de ontwikkeling hebben, zoo groot, dat deze niet wordt uitgewischt of onduidelijk gemaakt door omgevingsfactoren, draagt er toe bij het onderzoek te verzwaren, en intermediaire gevallen zoo moeilijk te maken, dat daardoor de wel te bestudeeren gevallen een geselecteerde groep worden.

Ook hier spelen natuurlijk de uitwendige omstandigheden een zeer groote rol. Op den duur moet in elke soort langzamerhand de potentiële variabiliteit kleiner worden, en daarmee wordt ook de mogelijkheid voor het ontstaan van afwijkers, varianten, kleiner. In de generatie na een kruising moet de kans op afwijkers het grootst zijn. Zeer zeker schuilt hier een groot gevaar.

In aansluiting aan dit onderwerp moet ik hier inteelt behandelen. In de laatste jaren is door genetische experimenten ten duidelijkste gebleken dat inteelt op zich zelf niet schadelijk is, maar dat het ontstaan van afwijkers bij inteelt, afhangt van het materiaal waarmee wordt gewerkt. Dit is overtuigend gebleken uit de proeven van HELEN KING, aan het Wistar Institute. Ook wij hebben een streng ingeteelde stam witte muizen, nog vele generaties streng ingeteeld, en daarbij de enorme vruchtbaarheid en vroegrijpheid welke dezen stam eigen was behouden. Materiaal zonder potentiële variabiliteit is niet vatbaar voor vererfde degeneratie. Wanneer daarentegen in een groep allerlei potentiële variabiliteit, onzuiverheid voor vele genen, bestaat, dan zal daar door inteelt onmiddellijk een groote variabiliteit, ontstaan, en zullen daar allerlei afwijkers optreden.

Bij dieren zien we, dat in vele gevallen kruising op zich zelf een voordeel kan zijn, als de bastaarden der eerste generatie waardevolle eigenschappen hebben. Het komt in de dierenfokkerij vaak voor, dat



bepaalde bastaarden steeds weer worden gemaakt, als gebruiksdieren, zooals de bastaarden van Shorthorn en Galloway runderen, en zooals muildieren en de bastaarden van de Muskuseend en de tamme eend. In al deze gevallen zijn de bastaarden steriel, of ze worden althans niet voor verder fokken gebruikt. Waar echter, zooals bij den mensch, zulke bastaardindividuen deelnemen aan de voortplanting komt het groote gevaar te voorschijn dat gelegen is in de groote onzuiverheid en de groote potentiëele variabiliteit van zulke bastaarden.

In de meeste gevallen zullen bastaarden bij den mensch de variabiliteit en de vatbaarheid voor degeneratie van de eene of van beide oudersoorten grooter maken. In de koloniën vooral zijn bastaarden zeer frequent, of, ik moet misschien liever zeggen, zijn bastaarden door het in het oog springende verschil tusschen twee menschengroepen meer opvallend. Het hangt voor een groot deel af van de koloniale politiek van een land of de bastaarden in de eene of in de andere soort opgaan, of ook een derde groep vormen. In de Engelsche koloniën worden bastaarden zooveel mogelijk bij de inlanders gerekend; in onze Hollandsche koloniën gelden ze als Europeanen. Maar ook hier, in onze koloniën, is een neiging bij het gekruiste element om een eigen groep, een eigen soort te vormen. In onze koloniën vinden we steeds, tamelijk scherp van elkaar afgegrensd, drie klassen, drie groepen, Europeanen, Indo's en Inlanders. In alle opzichten vormt deze middenklasse een afzonderlijke groep, een onberekenbaar element, door de enorme variabiliteit, morphologisch, maar ook psychologisch. De toestanden in een koloniaal land zouden heel zeker het ideaal veel meer naderen wanneer deze soortkruising, het ontstaan van deze bastaarden, nooit plaats had gevonden.

Waar zuiverheid een voordeel is, daar is vaak inteelt het middel om snel een potentiëele variabiliteit kwijt te raken. Bij kleinere dieren kan een fokker door inteelt snel tot een resultaat, tot zuiverheid komen. Als secundair effect krijgt men dan natuurlijk ook een aantal afwijkers, recessieven, die men kan verwijderen. In grootere huisdieren, welke een grootere waarde vertegenwoordigen echter, moet een fokker er steeds mee rekening houden, dat hij zoo moet werken dat zulke ongewenschte afwijkende individuen zoo min mogelijk worden geboren. Bij den mensch geldt dat in nog veel hoogere mate. Waar onzuiverheid voorkomt, is inteelt steeds gevaarlijk, en moet zooveel mogelijk vermeden worden. Maar we weten nu, dat deze vrees voor inteelt niet zoo

ver mag gaan, dat we kruising gewenscht gaan achten. Want kruising, soortkruising, is de bron van die potentiële variabiliteit, welke inteelt gevaarlijk maakt.

In elke zuivere soort van dieren of mensen moet toch altijd een zekere potentiële variabiliteit bestaan blijven, namelijk het verschil tusschen de geslachten. De eerste proeven welke bewezen dat geslachtsverschil wordt vererfd net als elk ander vererfd verschil, dat op een enkel geen berust, werden voornamelijk met insecten en hoenders gedaan. In elke soort moet een der beide geslachten heterozygoot zijn voor het geslachtsdifferentiërende geen. Maar het is wel heel duidelijk, dat deze eene factor in verschillende soorten niet dezelfde behoeft te zijn, en ook dat in soorten met verschillende constitutie een zelfde geen op verschillende manieren kan inwerken. Ten slotte moeten we het zoo formuleeren: In een soort is het genotype zoo, dat individuen met een bepaald geen zich normaal tot het eene geslacht, en dat individuen zonder dien factor zich normaal tot individuen van het andere geslacht ontwikkelen. De rest van het genotype is zoodanig dat deze eene factor deze uitwerking heeft.

Het is duidelijk, dat bij soortkruising niet noodzakelijk ook de bastaarden en hun afstammelingen zoo moeten zijn, dat ze allen met het oog op het geslacht normaal zijn. Bij dieren kennen we gevallen, waarin de som van twee soortvreemde geslachtscellen een individu oplevert, dat in zoo verre abnormaal is, dat het steriel is. Steriele bastaarden zijn bij dieren frequent. Maar lang voordat verschillen tusschen twee soorten zoo groot zijn, dat de bastaarden steriel zijn, moet het voorkomen dat de verschillen zoo zijn, dat onder de afstammelingen van bastaarden individus voorkomen met een abnormaal geslachtsapparaat. Dat dit al bij kruising van zeer naverwante dieren kan voorkomen, bewijzen onze proeven met muizen. Toen we twee stammen muizen kruisten, een Europeesche stam en één uit Australië, verkregen we zeer fertiele bastaarden, met een lang leven. Maar onder hun afstammelingen waren er zeer veel steriel, van 156F<sub>2</sub> vrouwtjes fokten er 92 wel, en 64 niet, en we vonden onder 120F<sub>2</sub> mannetjes er 45 welke nooit fokten.

Op welke gronden hier, physiologisch of anatomisch gesproken, de steriliteit berustte was niet te zien, en werd ook door ons niet verder nagespeurd. Dit is veel makkelijker te zien bij dieren met uitwendige copulatieorganen, zooals bij vlinders. GOLDSCHMIDT vond zeer cu-

rieuze resultaten bij kruising van locale stammen van een spinner, *Limantria dispar*. In sommige kruisingen vond hij, dat de dieren van een geslacht min of meer abnormaal waren, en verschoven in de richting van het andere geslacht. En in sommige kruisingen verkreeg hij slechts mannetjes. Zijn uitleg van het geval is mijns inziens onnoodig gecompliceerd door het feit, dat hij aanneemt dat een enkele factor toch overal het geslachtsverschil teweegbrengt, en hij daardoor gedwongen is quantitatieve verschillen aan te nemen.

Niet alleen anatomisch, maar ook psychologisch kunnen dieren na een kruising afwijkingen van een normaal geslachtsleven vertoonen. Mijn man bezat eens twee vrouwelijke bastaardtortelduiven, welke haar geslacht door het leggen van eieren demonstreerden, maar in haar psyche zoo uitgesproken mannelijk waren, dat ze nooit tot paring met mannetjes te brengen waren, maar steeds zich bij vrouwtjes aansloten.

Homosexualiteit is bij duiven, vooral bij duiven van bastaardafstamming, een heel gewoon verschijnsel, en gevallen waarin twee vrouwtjes vast gepaard zijn, zijn niet minder zeldzaam, dan die waarin twee mannetjes zich als een paar gedragen. In twee zulke, door mijn man geobserveerde, gevallen was het zeker merkwaardig, dat de dieren van twee zulke unisexuële paren, hoewel psychisch afwijkend, toch fysiologisch normaal waren. Immers het was mogelijk de beide paren op te breken en om te paren, waarna beide paren normaal fertiel bleken.

Dit brengt ons tot een discussie van homosexualiteit bij den mensch. Aan de vele theorieën over het ontstaan en het wezen van homosexualiteit, zou ik aan de hand van het dier-experiment nog deze willen toevoegen, dat ook bij den mensch na soortkruising, de mogelijkheid bestaat, dat nieuwe combinaties van genen individuen doen ontstaan welke een genotype hebben dat niet normaal is, een genotype dus, dat tengevolge heeft dat er geen harmonie is tusschen anatomische en psychologische eigenschappen, die gewoonlijk in een individu van een bepaald geslacht te zamen voorkomen. Het zou zeker interessant zijn na te gaan, hoe het staat met de frequentie van homosexualiteit bij verschillende groepen van menschen, en of het verschijnsel meer voorkomt bij gekruiste populaties dan bij zuivere stammen, meer in de stadsbevolking dan in de bevolking van kleinere plaatsjes, van het land. In menschenpopulaties bestaat altijd de groote moeilijkheid, dat we bij bastaardpopulaties zelden met ons onderzoek kunnen beginnen

op het gunstigste oogenblik, namelijk met de beoordeeling van een  $F_2$  populatie. Het is vaak niet na te gaan of bastaardindividuen tot  $F_1$ ,  $F_2$  of nog latere bastaardgeneraties behooren.

Bij een bestudeering van zulke psychologische en pathologische afwijkingen als bv. homosexualiteit of carcinoom, is de invloed van een niet-erfelijke factor niet zoo in het oog springend als bij bacteriële ziekten. Het is zeer begrijpelijk, dat in den aanvang van de ontwikkeling van de bacteriologie te veel nadruk op deze factor, het microorganisme, gelegd werd, en eerst later werd het duidelijk, dat naast het microorganisme ook andere invloeden een belangrijke rol moeten spelen. Op de infectie met een diphtheriebacil, of met een tuberkelbacil behoeft niet onherroepelijk diphtheritis of tuberculose te volgen. Ziekte is een wisselwerking tusschen het microorganisme en het individu met zijn vererfde samenstelling.

Door de groote opbloei van de bacteriologie, en de ontdekking van allerlei pathogene microorganismen, geraakte de bacteriologische pathologie een tijdlang in een stadium, waarin het haast leek of de bacterie telkens werd aangezien als de eenige factor in de ziekte, en alsof men de infectie en de ziekte door elkaar haalde. Naast het ziekteverwekkende microorganisme bleef men wel vaag gelooven in een vatbaarheid, maar het leek toch langen tijd alsof geen duidelijke bewijzen zouden zijn bij te brengen voor een individueele vatbaarheid of immuniteit, en stellig niet voor een vererfde immuniteit of vatbaarheid.

Een duidelijk geval van erfelijke immuniteit voor een bacterieziekte zagen we eenige jaren geleden in onze proeven met muizen. Daar dat, voor zoover ik weet het eenige voorbeeld is van een duidelijk geval van de ererving van vatbaarheid en immuniteit bij dieren, wil ik het hier eenigszins uitvoerig behandelen. Een van de beide stammen welke we voor de kruising gebruikten, bleek volmaakt immuun te zijn voor een infectie met *staphylococcus aureus*, die de tweede stam in een paar weken tijds geheel deed uitsterven.

De bastaarddieren bleken even immuun te zijn als de immune stam. Uit de getalverhoudingen in de tweede generatie, en vooral ook uit de terugparingen van bastaarddieren met zuiveren, bleek voldoende dat het verschil tusschen een vatbaar dier, dat stierf, en een immuun dier dat gezond bleef, telkens werd veroorzaakt door de aan- dan wel afwezigheid van een enkele vererfde factor. Van dieren der tweede generatie, welke aan de infectie waren blootgesteld stierven er 34 en 91 bleven

leven, (theoretisch verwacht 1 : 3) Van de dieren welke stamden van een immune ouder en een bastaardouder stierf van 51 dieren slechts één. (Theoretisch verwacht allen in leven). En van de 57 dieren welke een bastaardouder hadden en een ouder van de vatbare stam en waar we dus evenveel van beide groepen verwachtten, verkregen we inderdaad 25 levende en 32 dooden. Hier blijkt dus heel duidelijk het bestaan van een enkele vererfde factor, welke in dit materiaal de dieren tegen de infectie beschermt. Deze proeven demonstreeren ten duidelijkste, dat er niets onwetenschappelijks is in het streven om naast infectie bij ziekten een plaats in te ruimen aan vatbaarheid, constitutie.

Dergelijke proeven, welke een factor demonstreeren, die in een bepaalde groep het verschil tusschen immune en vatbare individuen helpt maken, zijn ons bij dieren verder niet bekend, maar er zijn tamelijk vele parallele gevallen bij plantenziekten gevonden. Hoe grooten invloed naast de bacteriële infectie ook andere momenten uitoefenen, blijkt wel daaruit, dat bijvoorbeeld bij tuberculose door de huidreacties gebleken is, dat ieder individu practisch gesproken vóór zijn twaalfde jaar een tuberculosebesmetting heeft doorgemaakt. Het is zeer waarschijnlijk dat bij deze zoo verschillende vatbaarheid ook erfelijke factoren een grooten rol spelen. Ook vertoonen verschillende volkeren gemiddeld zeer verschillende vatbaarheid voor goed bekende bacteriële ziekten. Een van de belangrijkste resultaten van de eugenetische onderzoekingen is, dat in vele gevallen waar vroeger aan den invloed van de omgeving de doorslag gevende rol werd toegeschreven, gebleken is dat erfelijke factoren duidelijk invloed hebben. Ik denk hier aan zulke afwijkingen als de schoolmyopie, waar vroeger slechte houding, slechte belichting als oorzaak werden beschouwd, terwijl nu duidelijk is gebleken, dat hier ook erfelijke factoren in het spel zijn. Zeer vele nieuwe gevallen van erfelijke afwijkingen, van den invloed van genen op allerlei pathologische toestanden vindt men in het boek van BAUR, FISCHER en LENZ.

Als sterkste bewijs tegen de opvatting, dat aan den invloed van de omgeving een grootere beteekenis moet worden toegeschreven dan aan het vererfde, werden vaak de eeneiige tweelingen geciteerd, wier gelijk opgroeien en zich ontwikkelen onder verschillende omstandigheden in enkele gevallen werd waargenomen.

Langzamerhand is echter ook gebleken dat evenzeer in schijnbaar onbeduidende afwijkingen erfelijke factoren aan te toonen zijn.

Ik besprak al op verschillende plaatsen de omstandigheid, dat bijna alle aandacht van de eugenetici is geconcentreerd op een studie van de vererving van geïsoleerde punten, eigenschappen. Vaagweg is daarbij ook telkens het streven merkbaar om door een kennis van de vererving van zulke punten, macht te krijgen over den toekomst der menscheid, te kunnen bijdragen tot de „veredeling”. Bij vele schrijvers vinden we het denkbeeld, dat op den duur verbetering van het menschengeslacht het gevolg moet zijn van een voortgezet aanmoedigen van superieure individuen, en een afhouden van inferieuren van voortplanting. We zien dan vaak de vergelijking met dierenfokkerij, en we lezen hoe de veestapel van een land langzamerhand veredeld wordt door het feit dat de fokkers zoo veel mogelijk van de beste en zoo weinig mogelijk van de slechtste individuen fokken. Hierbij is telkens, zooals ik geprobeerd heb te demonstreeren, vergeten om na te zien, wat werkelijk de methode is welke de veefokkers gebruiken om hun dieren te verbeteren. Er is geen sprake van dat fokkers ooit zouden werken op zulk een vage wijze, het aanmoedigen van goede en het afhouden van inferieure individuen. Een eerste stap tot verbetering van een groep dieren is een studie van de soorten in die groep. Want het zijn de soorten telkens, die elk door selectie worden aangepast aan speciale omstandigheden, en geschikt gemaakt voor een of ander speciaal doel.

Er is een enorm verschil, tusschen wat er gebeurt wanneer een enkele soort, of wanneer een mengsel van twee soorten wordt onderworpen aan selectie. En hiermee moeten we bij pogingen om een groep menschen te „veredelen” ter dege rekening houden. Veel belangrijker voor de toekomst van den mensch dan een studie van de vererving van afzonderlijke eigenschappen, is een studie van groepeeringsen, een studie van soorten en soortvorming, en van evolutie.

---

## SUMMARY

The qualities of an organism result from its development. This development is caused by the coöperation of a great number of factors, genetic and non-genetic ones. Whether a gene, present in the inherited makeup of an organism will be a factor in its development, depends upon whether the developmental stage (or stages) upon which this gene must by its very nature act, is (or are) passed through. This „presence and absence” theory of the genes makes the assumption of different states of activity of genes in the germ superfluous. The determinant conception of heredity should be abandoned.

Crossing in its widest sense is the chief cause of variability. The rôle of mutation, in the sense of spontaneous loss of genes, in causing variability can not be altogether denied, although it is practically impossible to prove cases of mutation.

Wholly new qualities, not only novel combinations of existing characters frequently result from novel combinations of existing genes. Such novel characters can be shown to be not only anatomical and physiological, but also new psychical qualities arise in this way.

Potential variability is the number of genes in respect to which an individual is impure (heterozygous).

Total potential variability of a group is the sum of the genes in respect to which not all individuals of this group are equal and pure (homozygous).

A species is a group of organisms, which is so situated and constituted, that it tends automatically to reduce its Total potential variability, and which for this reason tends to become pure for one genotype.

A variety we call those individuals together, which differ in any marked way from the common type of the species they belong to, when there is nothing in the circumstances which isolates these organisms from crossing freely with the typical ones.

When a certain amount of variability exists, species can arise, but only when isolation of some kind follows.

In every essential way the causes of variation and the processes of heredity in man follow the same laws as in the lower organisms.

The human races of the Anthropologists are not necessarily identical with species, they may be species, they may consist of several species, or of parts of several species.

Eugenics has up till now concerned itself almost entirely with the study of varietal characters in man. The study of the existence of natural groups in humanity is more important than the study of the inheritance of details, if we are interested in the possibilities of improving the inherited makeup of humanity, even if these varietal characters are of extreme importance to the individual and to the group in which the individual occurs.

The causes of inheritable aberrations, and their origin by preventable occurrences should be, more than hitherto, a subject for study, rather than the inheritance of these same aberrations after they occur. In this matter, as in other, related branches of medical research, prevention is more important than cure.

---



## LITERATUURLIJST

- ALLEN, J. A. 1892. — The N. American species of the genus *Colaptes*, considered with special reference to the relationship of *C. auratus* and *C. cafer*. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. IV.
- ANONYMUS. 1867. — Origin of Species. North British Review.
- BARGE, J. A. J. 1924. — De Methoden der physische Anthropologie. Ned. Tijdschr. v. Geneeskunde Febr.
- BATESON, W. 1909. — Mendel's Principles of Heredity. Univ. Press Cambridge.
- BATESON, W. 1913. — Problems of Genetics. London. Oxford Univ. Press.
- BAUR, E. 1911. — Einführung in die Experimentelle Vererbungslehre Bornträger, Berlin.
- BAUR, E. FISCHER, E. und LENZ, F. 1923. — Menschliche Erblchkeitslehre. Lehmann, München.
- BEYERINK, M. W. 1917. — The enzyme theory of heredity. Proc. Kon. Ak. v. Wetenschappen, Amsterdam Vol. XIX.
- BLARINGHEM, L. 1908. — Mutation et traumatismes. Paris.
- BRIDGES, C. 1916. — Non-disjunction as proof of the chromosome theory of heredity. Genetics I.
- BRIDGES, C. 1922. — The Origin of Variations in Sexual and Sexlimited Characters. American Naturalist 56.
- BRIDGES, C. 1923. — Aberrations in chromosomal materials. Genetics and the family. Eugenics Vol. I.
- CASTLE, W. E. 1912. — Some Biological Principles of Animal Breeding. Am. Breeders Magazine.
- CASTLE, W. E. 1919. — Piebald rats and the Theory of the Genes. Proc. Nat. Ac. Sc.
- DEWAR, D. and FINN, F. 1909. — The making of Species. John Lane.
- DONCASTER, L. 1914. — The Determination of Sex. Cambr. Univ. Press.
- DROOGLEEVER FORTUYN, A. B. 1912. — Über den systematischen Wert der japanischen Tanzmaus. Zoölogischer Anzeiger.
- DUGDALE, R. 1902. — The Jukes, A study in Crime, Pauperism, Disease and Heredity. Putnam's N. Y.
- FISCHER, E. 1913. — Die Rehobother Bastards und das Bastardierungsproblem beim Menschen. Jena.
- GOLDSCHMIDT, R. 1916. — Genetic factors and enzyme reaction. Science 43.
- GOLDSCHMIDT, R. 1916. — Experimental Intersexuality and the Sexproblem. Amer. Naturalist. 50.

- GRINNELL, J. 1914. — An account of the Mammals and Birds of the lower Colorado Valley. Univ. of Calif. Public.
- GUYER, F. and SMITH, E. A. 1920. — Studies on cytolisins. *Journal of Exp. Zoöl.*
- HAGEDOORN, A. L. 1909. Mendelian Inheritance of Sex. *Archiv f. Entwicklungsmech. der Organismen.*
- HAGEDOORN, A. L. 1911. — Autokatalytical Substances the Determinants for the Inheritable Characters. Vorträge u. Aufsätze über Entwicklungsmechanik der Organismen, Roux Leipzig.
- HAGEDOORN, A. L. 1911. — The Genetic Factors in the Development of the Housemouse which influence Coat-colour. *Zeitschr. f. Indukt. Abstamm. u. Vererbungslehre.*
- HAGEDOORN, A. L. en HAGEDOORN, A. C. 1914. — Studies on Variation and Selection. *Zeitschr. f. Indukt. Abst. u. Vererbungslehre.*
- HAGEDOORN, A. L. en HAGEDOORN, A. C. 1917. — Rattensoorten. *Teysmannia*. No. 1.
- HAGEDOORN, A. L. en HAGEDOORN, A. C. 1917. — Rats and Evolution. *Amer. Naturalist.*
- HAGEDOORN, A. L. en HAGEDOORN, A. C. 1920. — Inherited Predisposition for a Bacterial Disease. *Amer. Nat.* 54.
- HAGEDOORN, A. L. en HAGEDOORN, A. C. 1921. — The Relative Value of the Processes causing Evolution. *Martinus Nijhoff.*
- HAGEDOORN, A. L. en HAGEDOORN, A. C. 1923. Vruchtbaarheid bij Dieren, Veldbode.
- HAGEDOORN, A. L. en HAGEDOORN, A. C. 1924. — Het ontstaan der Huisdieren. *Vakblad voor Biologen.*
- HERTWIG, R. 1913. — Lehrbuch der Zoölogie. Gustav Fischer. Jena.
- HOLMES, S. 1921. — The Trend of the Race, New-York. Harcourt, Brace and Co.
- HONING, J. 1923. — Nicotiana deformans und die Enzymtheorie der Erbllichkeit. *Genetika* V.
- JOHANNSEN, W. 1913. — Elemente der exakten Erblchkeitslehre. Kopenhagen.
- JOHANNSEN, W. 1911. The Genotype Conception of Heredity. *Am. Naturalist.*
- KING, H. D. 1911. — Sex ratio in hybrid rats. *Biological Bulletin.*
- LANG, A. 1910. — Die Erblchkeitsverhältnisse der Ohrenlänge der Kaninchen nach Castle und das Problem der intermediären Vererbung und Bildung konstanter Bastardrassen. *Zschr.f. Abst. u. Vererbungslehre.*
- LANG, A. 1914. — Die experimentelle Vererbungslehre in der Zoölogie seit 1900. Jena (Fischer).
- LOEB, J. 1909. — Die Chemische Entwicklungserregung des tierischen Eies. Springer. Berlin.
- LOTSY, J. P. 1915. — Het tegenwoordig standpunt der Evolutieleer. Nijhoff, den Haag.
- LOTSY, J. P. 1916. — Evolutions bij means of Hybridization. Nijhoff, den Haag.
- MAC DOUGAL, D. T. 1911. — Alterations in heredity induced by ovarial treatment. *Bot. Gaz.* 51.
- MENDEL, J. G. 1865. — Versuche über Pflanzenhybriden. *Verh. Naturf. Verein. Brünn.*

- MORGAN, T. H. 1919. — The physical basis of Heredity. New York.
- MORGAN, T. H., STURTEVANT, H. J. and BRIDGES, C. 1915. — The Mechanism of Mendelian Heredity. New York.
- NILSSON EHLE, H. 1908. — Einige Ergebnisse von Kreuzungen bei Hafer und Weizen. Botan. Not.
- NILSSON EHLE, H. 1910. — Spontanes Wegfallen eines Farbenfaktors beim Hafer. Verh. Naturf. Ver. Brünn.
- PEARL, R. 1917. — The probable error of a Mendelian classfrequency. Americ. Naturalist 51.
- ROUX, W. 1905. — Die Entwicklungsmechanik. Leipzig. Wilhelm Engelmann.
- SAUNDERS, E. R. 1910 and 1911. — Studies on the Inheritance of doubleness in flowers, Journal of Genetics.
- STRASSBURGER, E. NOLL, F, SCHENCK, H. und KARSTEN, C. 1904. — Lehrbuch der Botanik. Jena.
- DE VILMORIN, PH. LEVEQUE, 1912. — Argémones hybrides. Revue Horticole.
- DE VRIES, H. 1889. — Intracelluläre Pangenesis, Jena.
- DE VRIES, H. 1901—1903. Die Mutationstheorie Veith und Cie. Leipzig.
- DE VRIES, H. 1905. — Species and Varieties, Their Origin by Mutation, Chicago.
- WAGNER, M. 1889. — Über die Entstehung der Arten durch räumliche Sondierung. Basel.
-

## BEITRÄGE ZUR GESCHICHTE DER QUERCUS SESSILIFLORA SALISBURY

von

H. GAMS

Es fällt auf, dass sich die moderne Genetik bisher so wenig mit den europäischen Eichen befasst hat, „ist doch die Menge der in das Gebiet der Phylogenie eingreifenden Formerscheinungen gerade hier, und namentlich bei *Quercus sessiliflora*, unerschöpflich zu nennen. Andererseits empfiehlt sich das Studium der Heterotypie unserer Wintereiche auch dadurch, dass die in den verschiedensten Gegenden Europas weilenden Forscher fast überall Gelegenheit haben, wenn nicht alle, so doch einige der in Rede stehenden Erscheinungen durch Autopsie kennen zu lernen“ (ETTINGSHAUSEN und KRAŠAN 1890). Weiter gehört *Quercus* gleich *Acer* zu denjenigen Gattungen, deren Geschichte von der Kreide angefangen durch ein besonders reiches Fossilienmaterial belegt ist. Wenn aber noch heute A. DE CANDOLLES Bemerkung gilt „La relation des formes actuelles avec les précédentes est extrêmement obscure“, so beruht das in erster Linie darauf, dass sich so langsam wachsende Bäume den gewöhnlichen experimentellen Methoden entziehen. Vergleichenden Untersuchungen darf und muss daher bei ihnen auch heute noch ein grösserer Spielraum als bei andern Sippen eingeräumt werden. In diesem Sinn und als ein Wegweiser für zukünftige experimentelle Arbeiten wollen die folgenden Untersuchungen und Erwägungen gewertet werden. Sie sind durch vergleichende Beobachtungen hauptsächlich in den Alpen und im nördlichen Alpenvorland und durch das Studium eines kleinen Bruchteils der kaum mehr zu überblickenden „balanographischen“ Literatur gewonnen worden.

## I. HISTORISCHES

Die Schwierigkeit, innerhalb den eurasiatischen Roburoiden scharf umgrenzte Typen zu unterscheiden, hat zu zwei extremen Auffassungen geführt: LINNÉ, WAHLENBERG, DE CANDOLLE und heute besonders französische und italienische Autoren vereinigen alle nord- und mitteleuropäischen Eichen zu einer einzigen Kollektivart *Quercus Robur*. Andere, wie SCHUR, VUKOTINOVIČ, SIMONKAI u.a. nehmen eine grosse Zahl von selbständigen Arten an. Beide Standpunkte führen zu keinem tieferen Verständnis der genetischen Beziehungen und sollen uns daher nicht weiter beschäftigen.

Die nord- und mitteleuropäischen Forscher haben oft nur das Verhältnis von *Quercus Robur* L. (s. str. = *pedunculata* Ehrh., *racemosa* Lam., *borealis* Heuffel, *germanica* Lasch) zu *Quercus sessiliflora* Salisbury (= *sessilis* Ehrh. nomen nudum) untersucht, besonders gründlich für Grossbritannien Moss, der auch eine sorgfältige Synonymie gibt. Im Gegensatz zu andern Autoren (z. B. BUESGEN, der bei KIRCHNER, LOEW und SCHROETER *Robur* und *sessiliflora* zusammenfasst und ihnen *pubescens* gegenüberstellt,) hat Moss die nahe Verwandtschaft der *Q. sessiliflora* mit *Q. pubescens* Willd. (= *lanuginosa* Thuill.) erkannt: „It may be that *Q. sessiliflora*, which is more closely allied to *Q. lanuginosa* than is *Q. Robur*, arose from *Q. lanuginosa* at a comparatively recent date; and that *Q. Robur*, in its turn, sprang from *Q. sessiliflora*. The distribution of *Q. lanuginosa* suggests that it may be a pre-glacial species. Perhaps during the time of floral strain and stress which followed the retreat of the ice, *Q. sessiliflora* branched off as a semiglabrous mutant of *Q. lanuginosa*, and *Q. Robur* as a glabrous mutant of *Q. sessiliflora* (Moss 1910, p. 38).

Seiner ohne Berücksichtigung der Fossilfunde gewonnenen Auffassung sei die schon 1886—1896 von ETTINGSHAUSEN und KRAŠAN in mehreren Abhandlungen vertretene gegenübergestellt. Sie fusst hauptsächlich auf dem Vergleich heutiger Ostalpeneichen mit einem reichen Fossilmaterial. KRAŠAN hebt gleichfalls die nahe Verwandtschaft von *pubescens* und *sessiliflora* hervor, bestreitet aber alle engeren Verwandtschaftsbeziehungen beider zu *Robur* und erklärt die Zwischenformen für Bastarde. *Q. pubescens* und *sessiliflora* gehen nach ihm mit den mediterranen Galleichen (*Q. lusitanica* Lam. = *infectoria* Oliv. incl. *Mirbeckii* Du Rieu, *alpestris* Boiss. u.a.) auf gemeinsame Vorfah-

ren zurück. Die Vielgestaltigkeit aller dieser Eichen liess KRAŠAN schon 1886 vermuten, dass sie durch Kreuzung mehrerer Stammarten, darunter auch immergrüner aus der Gruppe der *Q. Ilex* L. entstanden seien. *Q. Robur* sollte dagegen mit der ostmediterranen *Q. apennina* Lam. (= *Haas* Kotschy), die KRAŠAN und ETTINGSHAUSEN für die direkte Stammform jener hielten (BECK erklärte sie dagegen für eine Form von *pubescens*, andere für *Robur*  $\times$  *pubescens*) und, auf Grund der Gestalt abnormer Blätter, mit amerikanischen Eichen nächstverwandt sein. So phantastisch manche dieser Konstruktionen auch sind, ist WILHELM BRENNER doch kaum im Recht, wenn er KRAŠAN vorwirft, dass er das Pferd beim Schwanz aufzäume, indem er die heutigen Variationen in die Vorzeit verlege. Variation ist ja, ähnlich wie Mutation, eine blosse Benennung für Formbildung, aber keine Erklärung.

## II. FOSSILE ROBUROIDEN

Die moderne Forschung ist den Schlüssen und Konstruktionen der Paläobotaniker des vorigen Jahrhunderts gegenüber mit Recht sehr skeptisch. In der Genetik hat man sich daran gewöhnt, Fossilien ganz beiseite zu lassen und sich allein auf Experimente zu stützen, die freilich bei zu enger räumlicher und zeitlicher Beschränkung des Materials leicht zu Fehlschlüssen führen. Was insbesondere die Eichen betrifft, hält z.B. WILHELM BRENNER jede Bestimmung älterer Fossilien für aussichtslos: „Eine und dieselbe Form kann durch Uebergehen in verschiedene Klimate ganz verschieden werden, und bevor wir die äussersten Grenzen dieser Veränderlichkeit genau fixiert haben, wird jede Bestimmung fossiler Reste, sogar in Bezug auf das Genus, etwas problematisches behalten.“ Dazu kommt noch, dass die für die Unterscheidung der heutigen Eichenformen besonders wichtigen Merkmale der Behaarung und der Blüten an weitaus den meisten Fossilien überhaupt nicht festzustellen sind. Die am leichtesten erkennbaren, Grösse und Zerteilung der Spreite, variieren schon am selben Baum ganz ausserordentlich. Die von DE CANDOLLE in den Vordergrund gestellte Zahl der Fiedernerven ist gleichfalls nach COUTINHO und MARTY und meinen eigenen Beobachtungen zu unbeständig. LAURENT und MARTY verwenden an erster Stelle den Abgangswinkel der Fiedernerven.

Bei dieser grossen Unsicherheit kann es auch bei Beschränkung auf die Roburoiden im engsten Sinn und auf das extramediterrane Europa

nicht unsere Aufgabe sein, alle vom Pliozän bis in die historische Zeit beschriebenen Funde zu sichten. Es soll sich nur darum handeln zu prüfen, in welcher Reihenfolge die mitteleuropäischen Eichenarten aufgetreten sind.

Mit unseren Roburoiden vergleichbare Arten erscheinen zuerst beim Uebergang vom Miozän zum Pliozän. HEER und SAPORTA wagten nicht, irgendwelche Tertiäreichen mit unseren Roburoiden zu indentifizieren. ETTINGSHAUSEN und KRAŠAN glaubten sowohl *Q. Mirbeckii* Du Rieu wie die tertiäre *roburoides* Béranger u. a. nur als Blattformen der *Q. lusitanica* Lam. et DC bewerten zu sollen und die tertiären *Q. Johnstrupii*, *groenlandica* und *Furuhjelmi* von HEER in abnormen Blättern von *sessiliflora* und der dieser untergeordneten *pubescens* wiederzuerkennen. DEPAPE vereinigt nicht weniger als 12 der von GAUDIN, HEER, SAPORTA u.a. beschriebenen Pliozäneichen mit *Mirbeckii*. LAURENT und MARTY kommen auf Grund ihrer eingehenden Studien über französische und holländische Pliozänfloren zu dem Ergebnis, dass *sessiliflora* und *pubescens* schon im westeuropäischen Pliozän vorhanden waren. Sie geben folgende Uebersicht:

Fossile Gruppe:	Rezente Vergleichsart:	Dazu zu stellende Fossilien:
<i>groenlandica</i> Heer	—	<i>groenlandica</i> Heer von Grönland und ? <i>Furuhjelmi</i> Heer von Alaska.
<i>Etymodrys</i> Unger	<i>persica</i> Jaub. u. <i>regia</i> Lindl. im Orient	<i>Etymodrys</i> Unger (Gleichenberg u. Frankreich), <i>Scillana</i> Gaud. (Oberitalien u. Rhonetal), <i>Parlatorii</i> Gaud. (Montajone u. Frankreich), <i>Cornaliae</i> Mass. u. <i>Venturii</i> Mass. (Senigallia), <i>Nimrodus</i> Ung. (Sotzka), <i>Lucumonium</i> Gaud. (St. Marcel), <i>Boulei</i> Sap. (Rochesauve).
<i>roburoides</i> Gaud.	<i>mongolica</i> Fisch. in der Mongolei u. N.-China	<i>roburoides</i> Gaud. (Reuver, Frankr., Italien), <i>pseudo-Robur</i> Kov. (Erdobenyé), <i>hispanica</i>

Fossile Gruppe:	Rezente Vergleichsart:	Dazu zu stellende Fossilien:
		Rér. p. p. (Frankr.), <i>pseudocastanea</i> Göpp. (Schlesien, W.-Europa, Alaska), <i>senogalliensis</i> Mass. p.p. (Senigallia, Frankr.), <i>Lucumonium</i> Gaud. (Val d'Arno, Joursac), <i>Etymodrys</i> Ung. (Joursac), <i>sessiliflora fossilis</i> Sap. (Mt. Dore, Bourboule), <i>Lamottei</i> Sap. (Auvergne), <i>Fallopiana</i> Mass. (Senigallia).
var. <i>Cardanii</i> Mass.	<i>Mirbeckii</i> Du Rieu auf der südl. Iberischen Halbinsel u. in N.-Afrika	<i>Cardanii</i> Mass. (Reuver, Frankr., Senigallia), <i>hispanica</i> Rér. p.p. (Cerdagne, Varennes), <i>deuteroгена</i> Ung. (Gleichenberg), <i>Mirbeckii antiqua</i> Sap. u. <i>amplifolia</i> Sap. (Varennes, St. Marcel), <i>prasina</i> Sap. u. <i>subcrenata</i> Sap.? (Frankr.).
var. <i>Robur-pliocenica</i> Sap.	<i>sessiliflora</i> Salisb.	<i>Robur-pliocenica</i> (Reuver, Mougudo), <i>sub-Robur</i> Göpp.? (Dernbach), <i>sessiliflora fossilis</i> (Toscana).
var. <i>palaeo-pubes-cens</i> Sap.	<i>pubescens</i> Willd.	<i>palaeo-pubes-cens</i> (Varennes), <i>Cupaniana</i> Guss., <i>Esculus</i> Boiss. u. <i>brutia</i> Ten. (Toscana), <i>pyrenaica</i> Willd. u. <i>Thomasii</i> Ten. (Massa maritima).

Sowohl *roburoides* wie *Robur-pliocenica*, die sicher nichts mit *Robur* zu tun hat, können beide auch mit *pubescens* und der sehr nahestehenden



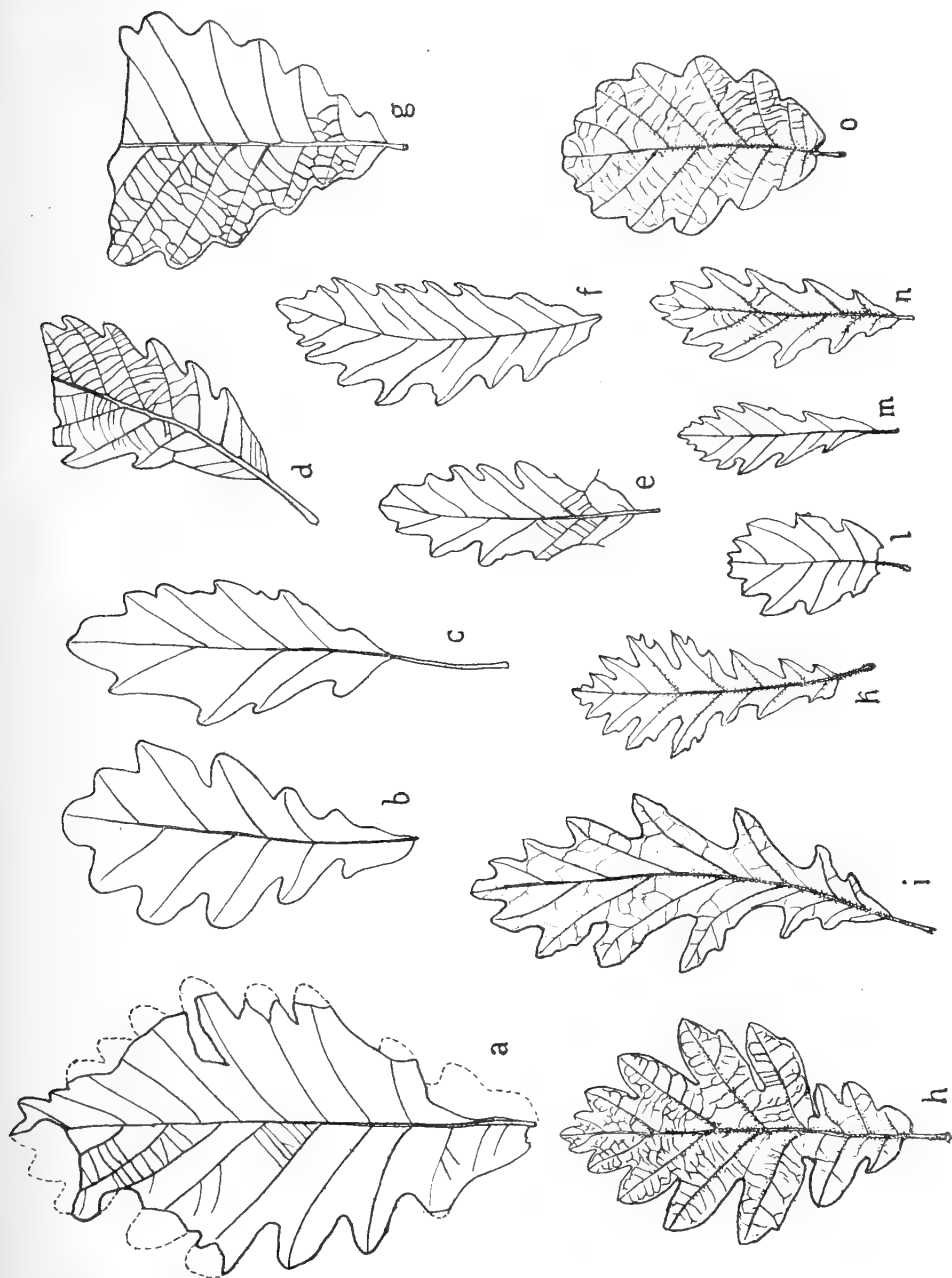


Fig. 1. a fossiles Blatt von *Quercus roburoides* Bérenger von Poggio al Melone (nach GAUDIN), b und c desgl. von Reuver (nach LAURENT u. MARTY). d *Q. Lucumonium* Gaudin aus den Travertinen des Val d'Arno (nach GAUDIN). e „*Q. sessiliflora*“ aus dem Travertin von Perolla im Val d'Arno (nach GAUDIN). f *Q. Ilex* × *Robur*? von GAUDIN aus einer Eichel von *Q. Ilex* in Lausanne gezogen (nach GAUDIN). g. *Q. Robur pliocenica* von Reuver (nach LAURENT u. MARTY). h—o Blätter von rezenter *Q. pubescens*, h von Follatères, i—l von Fully (k und l vom selben Zweig!), m und n vom Lägerngrat im Jura, o von Saillon im Wallis.

*Mirbeckii* verglichen werden, die nahezu dieselbe Variationsbreite aufweisen (vgl. Fig. 1). Es scheint somit, dass *Q. Robur* dem europäischen Pliozän fehlt (nur aus England wird sie schon aus präglazialen Schichten angegeben). Sowohl *roburoides*, wie *Robur-pliocenica* und *palaeo-pubes-cens* stimmen in Blattumriss und Nervatur so weitgehend mit *pubescens* überein, dass ich auch das Vorhandensein von *sessiliflora* im Pliozän für nicht erwiesen halte und somit *pubescens* für die älteste der mitteleuropäischen Eichen ansehen muss. Ihr Verhältnis zu *Mirbeckii* und den andern mediterranen Galleichen kann ich nicht beurteilen. Auf jeden Fall stehen alle diese den immergrünen Arten der *Ilex*-Gruppe, mit denen sie leicht bastardieren, recht nahe. Es ist kein Zufall, dass junge Pflanzen von *pubescens* im Rhonetal in milden Wintern (z.B. 1915/16 bis 1000m Höhe im Unterwallis) mit grünem Laub überwintern!

Das pliozäne Areal der Roburoiden erstreckt sich von Ungarn und dem Mittelmeer bis Grönland und Alaska. Auf die paläogeographischen und paläoklimatischen Konsequenzen dieser und ähnlicher Verbreitungstatsachen soll hier nicht eingegangen werden.

Unter den vielen interglazialen Eichenfunden, die ich teils im Alpenvorland selber untersuchen konnte, teils aus der Literatur kenne, befindet sich wohl keine sichere *sessiliflora*. SAPORTA führt sie von Cannstatt an, von wo aber HEER nur *Robur* und die wohl nur eine grosse Form derselben darstellende *mammuthii* angibt. Die „*Q. sessiliflora*“, die GAUDIN aus dem Travertin von Perolla in der Toscana abbildet (Fig. 1 e), kann ich von rezenter *pubescens* nicht unterscheiden. Eine *sessiliflora fossilis* führt SAPORTA auch aus der Magdalénien-schicht von St. Antonin bei Aix neben *Q. Ilex* an, die schon dieser Vergesellschaftung nach auch wohl eher *pubescens* sein dürfte. Die Haare sind ja meist nicht fossil erhalten. Soweit ich die dänische, deutsche, schweizerische, polnische und russische Interglazialliteratur verfolgen kann, gehören alle sicher bestimmbaren Eichenreste zu *Robur*. Nur von Fahrenkrug und Honerdingen gibt C. A. WEBER auch *sessiliflora* an, wogegen er in seinen neueren Arbeiten auf eine nähere Bestimmung fossiler Eichenreste verzichtet.

Und ganz ähnlich verhält es sich mit dem älteren Postglazial. So schreibt SERNANDER 1893 über Südsandinavien, wo heute an der Küste ausgedehnte Wälder von *Q. sessiliflora* („*Sessilifloreta*“) bestehen: „Es scheint doch, dass die meisten Eichenreste, die in dieser Hinsicht eine einigermaßen sichere Bestimmung zulassen und aus atlanti-

schen Schichten Südkandinaviens stammen, zu *Quercus Robur* gehören und *Q. sessiliflora* nur in entsprechenden Schichten einiger dänischer Moore vorkommt, deren Schichtbau wir durch die klassischen Untersuchungen STEENSTRUP's kennen".

Die auch von GUNNAR ANDERSSON u.a. von STEENSTRUP (1842 S. 53) übernommene Angabe lautet, ebenfalls in wörtlicher Uebersetzung: „Immerhin zeigen die vielerlei Blattbruchstücke, dass die Blätter ausserordentlich lange (einen Zoll) Blattstiele hatten; die losen Zweiglein sind sehr dick und zeigen sehr dicke und kurze Jahressprosse, was sich bei allen grössern und kleinern Zweigen wiederholt; die Stellung der Augen auf den Zweigen, das üppige Aussehen und die ganze Form der Knospen lassen weiter bei unmittelbarer Vergleichung gar keinen Zweifel, dass wirklich alle Reste allein der prächtigen Winter-eiche (*Quercus sessiliflora*) angehören, gerade der Art, die jetzt im Land so sehr selten ist".

Allein schon 10 Jahre später stellte VAUPELL und später FISCHER-BENZON fest, dass mindestens die Mehrzahl der Eichenreste in den dänischen und schlesweg-holsteinischen Mooren zu *Robur* gehört, und in den neuesten Arbeiten von WARMING und KNUD JESSEN wird die Bestimmung STEENSTRUPS als direkt irrtümlich hingestellt. Auch alle Eichenblätter und Eicheln, die seither in mitteleuropäischen und skandinavischen Kalktuffen aus der postglazialen Wärmezeit sicher bestimmt werden konnten, gehören zu *Robur*.

In Schweden kann die Einwanderungszeit der *sessiliflora* dank der gründlichen Erforschung der dortigen Waldentwicklung ziemlich genau bestimmt werden. ERDTMAN untersuchte eine grosse Zahl von Mooren im *Sessiliflora*-Gebiet von Halland und fand regelmässig in den subatlantischen, also erst in der Eisenzeit gewachsenen Schichten eine starke Zunahme des Eichenpollens, der schliesslich 16—30 % der Gesamtpollenmenge ausmacht, aber gegen die Gegenwart mit ihrer künstlichen Entwaldung der Heidegebiete stark abnimmt. „Die grosse Steigerung des Eichenprozents ist auf die Zunahme der Eichenwälder der Westküste während der früheren subatlantischen Periode zurückzuführen. Aller Wahrscheinlichkeit nach hat in dieser Gegend nicht *Quercus Robur* an Frequenz zugenommen, sondern *Q. sessiliflora*, die in subatlantischer Zeit, der grösseren Maritimität des Klimas zufolge, besonders begünstigt wurde. Es gibt nämlich einen kleinen habituellen Unterschied zwischen dem Pollen von *Quercus Robur* und *Q. sessiliflora*.

Dieser ist ein wenig grösser und flacher als jener und ähnelt ein wenig dem *Acer*-Pollen. Die drei Spaltporen sind oft breit und offen. Wenigstens in den Torfmooren in der Nähe der Küste ist Pollen von diesem Typus in den subatlantischen Lagern bei weitem gewöhnlicher als der gewöhnliche *Robur*-Typus". Auch L. von POST spricht 1924 die Ansicht aus, dass das starke atlantische Eichenmaximum mindestens vorwiegend von *Robur* herrührt und *sessiliflora* erst in subatlantischer Zeit grössere Verbreitung gewonnen hat.

Ob ähnliches auch von den andern Teilen des heutigen *sessiliflora*-Arealis gilt, ist noch zu untersuchen. Soviel scheint aber schon heute sehr wahrscheinlich, dass weder *pubescens* noch *Robur* von *sessiliflora* abstammen kann, sondern dass diese die jüngste der drei Arten ist. *Robur* ist in Südkandinavien schon zu Beginn, *sessiliflora* wohl erst an Ende der postglazialen Wärmezeit erschienen und hat sich erst nach dem Klimasturz stärker ausgebreitet.

### III. DIE HEUTIGE VERBREITUNG UND DIE KLIMAANSPRÜCHE DER DREI ARTEN

*Q. pubescens* Willd. (= *lanuginosa* Thuill.) ist eine submediterrane Art. Ob sie noch heute in England wild vorkommt, ist fraglich: „There is perhaps just a possibility, that the South European species, *Q. lanuginosa*, in one of its forms, is a native British plant" (MOSS 1910, p. 1). Ihre Nordgrenze verläuft in Mitteleuropa vom Oberrheintal nach Thüringen (bei Jena 50°51') und zur Schwäbischen Alb, dann von den Südostalpen nach Nordböhmen<sup>1)</sup> und Nordungarn. In den südeuropäischen Gebirgen bis in die Zentralalpentäler wächst sie auf den verschiedensten Unterlagen, nördlich der Alpen nur auf trockenem Kalk. Am Aetna steigt sie bis 1787 m, wogegen sie in Mitteleuropa infolge ihres höheren Wärmebedürfnisses hinter den andern Arten zurückbleibt. In der Südschweiz erreicht sie am Monte Boglia noch 1470, im Mittelwallis 1450 m, in Südungarn nur 756 m, im Schweizer Jura 800 m. Ihr Areal überschneidet im Süden das der *Quercus Ilex*, und dass sie noch eine gewisse Neigung zum Immergrünwerden bewahrt hat, wurde schon bemerkt.

*Q. sessiliflora* (die Winter- oder Traubeneiche) und *Q. Robur* (die Sommer-oder Stieleiche) zeigen ein einigermaßen widerspruchsvolles

<sup>1)</sup> SCHALOW meldet soeben ein neues Vorkommen bei Bellinchen an der Oder 52°56'N.Br. (Anmerkung während des Druckes).

Verhalten, wie z.B. aus den Darstellungen WILLKOMMS und BUESGENS (vgl. namentlich auch dessen Verbreitungskarte bei KIRCHNER, LOEW und SCHROETER 2. Bd. S. 70) entnommen werden kann: die Winterreiche ist ein ausgesprochen ozeanischer Baum, der weniger weit nach Südwesten und namentlich nach Nordosten geht als die Stiel-eiche. Ebenso soll jene im Harz und Schwarzwald weniger hoch steigen als diese. In Vorarlberg, Nordtirol und im Tessin erreichen beide Arten 1400 m. Am Deister, im Erzgebirge, auf den Vogesen, in Ungarn und in den Zentralalpen steigt jedoch *sessiliflora* wesentlich höher als *Robur*, die oft auf die feuchten Niederungen beschränkt bleibt und in man-chen Alpengegenden (z.B. um Bellinzona, im Puschlav und Mittelwal-lis) ganz fehlt, wogegen *sessiliflora* ausgedehnte Bestände bildet. Als Höhengrenzen werden für Ungarn (Mittelwerte nach FEKETE und BLATTNY), die Vogesen (nach ISSLER), das Vorderrheintal (nach HA-GER), den Tessin (nach FREULER u.a.) und das Unterwallis (nach eigen-en Feststellungen) folgende Werte angegeben:

	Ungarn	Vogesen	Vorder- Rheintal	Tessin	Unterwallis
<i>Robur</i> . . .	620	800	1260	1400	1080.
<i>sessiliflora</i> .	700	1100	1430	1400	1420
<i>pubescens</i> . .	590	600	—	1470	1400

Dieses gegensätzliche Verhalten versuchte WILLKOMM damit zu er-klären, dass *sessiliflora* weniger Winterkälte verträgt als *Robur*, aber auch mit weniger Sommerwärme auskommen kann, also ozeanischer ist. Ebenso gibt neuerdings ENQUIST an, dass *Robur* 140 Tage mit Tem-peraturmaxima über 12°, *sessiliflora* dagegen 230 Tage mit Maxima über nur 6° brauche. Ob diese Angaben aber auch für das Alpengebiet und Ungarn Geltung haben, ist sehr fraglich; es scheint vielmehr, dass hier *sessiliflora* das kontinentale Klima besser verträgt als *Robur*, die die zentralalpine Föhrenregion meidet, was damit, dass *Robur* einen hö-heren Grundwasserstand als die anderen Arten fordert, nur z. T. zu er-klären ist (vgl. auch die kaum zutreffende Erklärung HOFFMANNs 1890).

Weiter wird angegeben, dass *sessiliflora* im allgemeinen später (einige Tage bis 2 Wochen) später austreibe und blühe als *Robur*, dass aber in Norddeutschland auch ein Vorseilen der *sessiliflora* vorkomme (Be-lege hiefür z.B. bei BUESGEN).

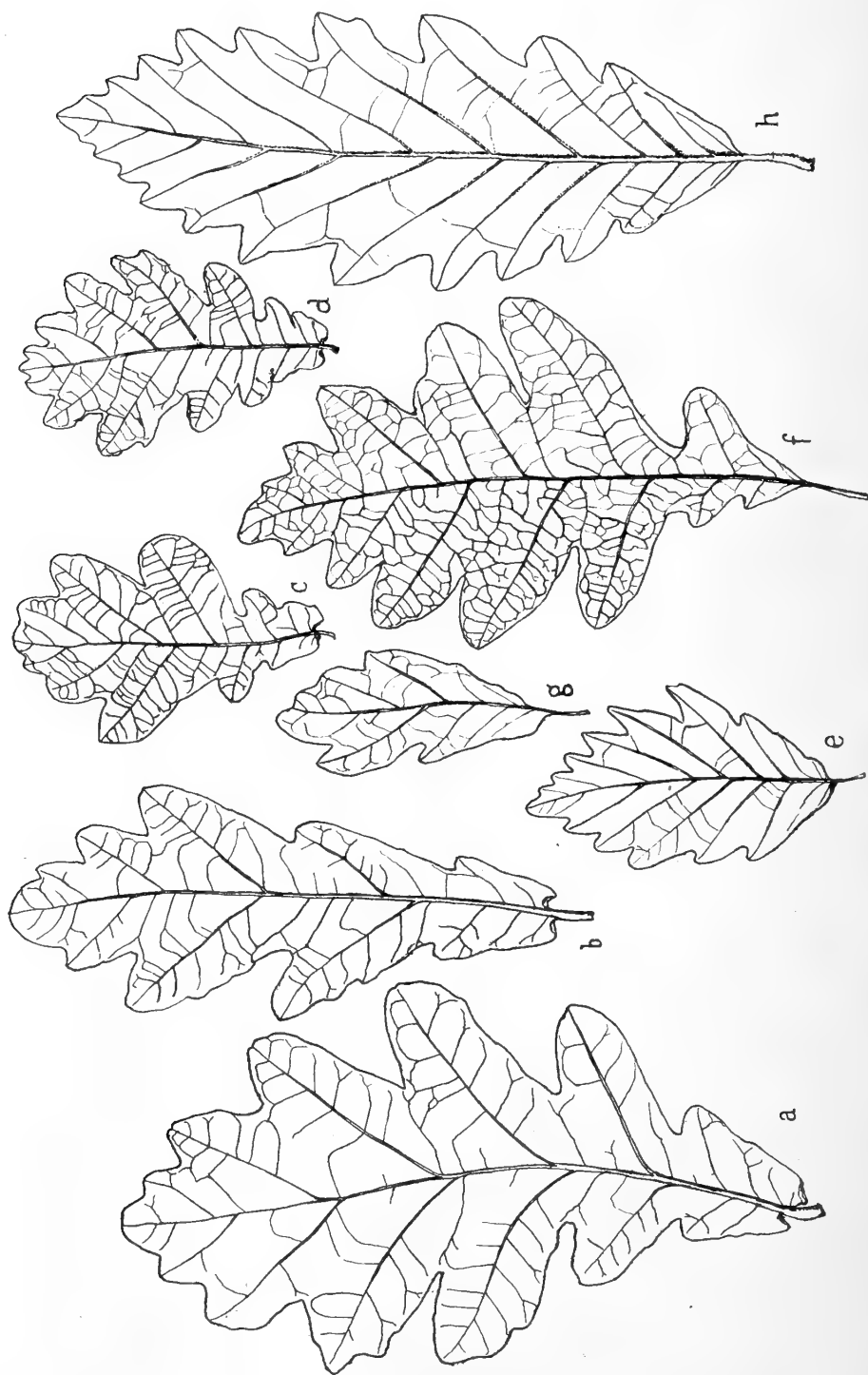


Fig. 2. a—d *Q. Robur* L. (a, b vom Bodenseeufer, c, d Umgebung von Zürich). e—h *Q. sessiliflora* Salisb. (e aus dem Lim-mattal, f von Soglio im Bergell, g aus dem Eifischtal im Wallis, h *Q. Robur* × *pubescens* am Bodensee kultiviert).

Wie diese Anomalien erklärt werden können, soll am Schluss gezeigt werden.

Man kann die Höhengrenzen unserer Eichen nicht befriedigend behandeln, ohne der Bastarde zu gedenken. Dass sich *Robur* und *sessiliflora* sehr leicht kreuzen und infolgedessen gerade auch in Gebirgsgegenden oft schwer auseinanderzuhalten sind, ist schon oft festgestellt worden, so von KRAŠAN 1886 für die Karawanken, von Moss 1910 für England und von LANDOLT 1910 für das Schweizer Molasseland. Nördlich von Gotska Sandö kommt in Schweden kaum reine *sessiliflora* vor, wohl aber Zwischenformen (mündliche Mitteilung von Prof. SERNANDER). Ähnliches scheint für Westnorwegen zu gelten.

Wo *sessiliflora* mit *pubescens* zusammentrifft, wie im Jura und besonders in den süd-europäischen Gebirgen, sind Zwischenformen, die bald als nicht hybride Abarten (z.B. *Q. sessiliflora* var. *barbulata* (Schur) Thellung), bald als Bastarde bewertet werden, ausserordentlich verbreitet, wie ich namentlich für das Schweizer Rhonetal bezeugen kann. Alle daselbst über 1450 m gefundenen Eichen zeigen Bastardcharakter. Eine von mir mehrfach in 1420—1530 m Höhe gefundene Form deutete A. THELLUNG als Tripelbastard *Robur x sessiliflora x pubescens* (*Q. helvetica* Thellung), und die am höchsten steigenden Eichen der Alpen, die ich im Unterwallis in 1540—1800 m Höhe (Fig. 3 c, d) fand, stehen ausnahmslos zwischen *sessiliflora* und *pubescens*! (*Q. Streimii* Heuffel). In anderen Gebirgsgegenden dürfte sich, sobald auf die Bastarde geachtet wird, ähnliches ergeben. Dass über die horizontale und vertikale Verbreitung der *Q. sessiliflora* soviel Unsicherheit besteht, dürfte zum guten Teil auf dem Vorherrschen solcher Zwischenformen in den Grenzgebieten beruhen.

#### IV. DIE ABGRENZUNG DER *Q. SESSILIFLORA* GEGEN *PUBESCENS* UND *ROBUR* UND DIE BASTARDE

Die zahllosen Eichenformen, die z.B. von LASCH, der aus der Umgebung von Driesen 60 Varietäten beschrieb, SCHUR, VUKOTINOVIČ, der allein von *pubescens* 30 Formen benannte, SIMONKAI u.a. beschrieben worden sind, können allein nach den Diagnosen unmöglich beurteilt werden (vgl. auch die Zusammenstellungen bei ASCHERSON und GRAEBNER, BECK und C. K. SCHNEIDER). So beschränke ich mich auf eine kurze Vergleichung der 3 allein allgemein als solche anerkannten

Arten und gelegentliche Hinweise auf die 3 binären Bastardkombinationen:

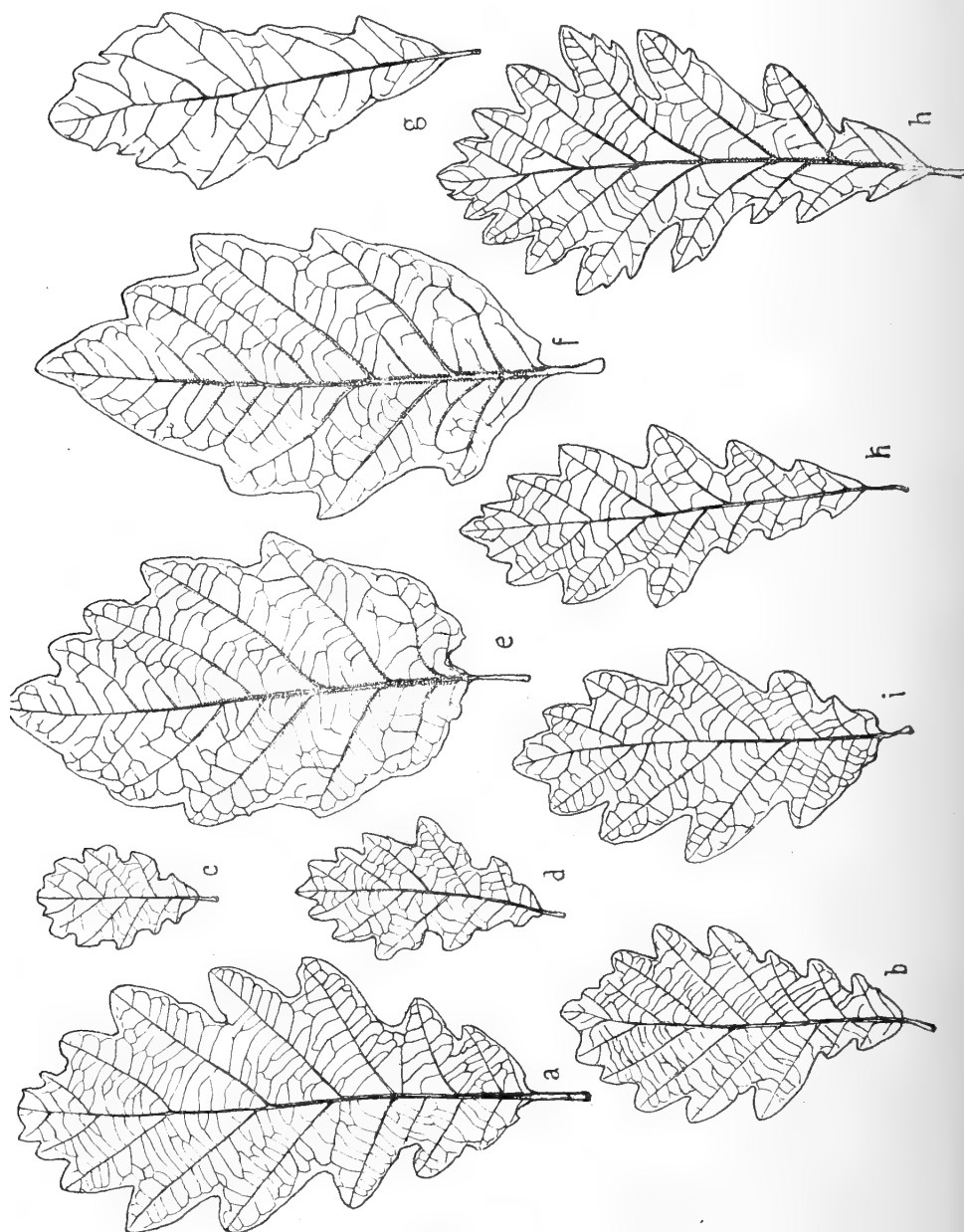


Fig. 3. a—f *Q. pubescens-sessiliflora* aus dem Wallis (a von Jeur brûlée 1245m, b von Plex 860m, c, d vom Chavalard 1800 m, e, f von einem geschneitelten Baum ob Fully ca. 1000m). g *Q. Robur-sessiliflora* von Jeur brûlée 1530 m. h. *pubescens* × *Robur* ebenda 1450m. i und k *pubescens-sessiliflora-Robur* von Haut d'Arbignon 1420m.



*Q. pubescens*  $\times$  *sessiliflora* (= *Q. Streimii* Heuffel 1850, *glabrescens* Kerner 1876 non Seem., *Keneri* Simonkai, *intercedens* Beck, *Sauteri* Dalla Torre u. Sarnth. usw.),

*Q. sessiliflora*  $\times$  *Robur* (= *Q. rosacea* Bechst. 1813, *hybrida* Bechst. 1816 non Brot., *intermedia* Boenningh. 1830, *extensa* Schur, *Robur* var. *brevipes* Heuffel, var. *puberula* Lasch, f. *Ettingeri* Vukot, var. *pubescens* Blytt usw.).

*Q. Robur*  $\times$  *pubescens* (= *Q. apennina* Lam., *pendulina* Kit., *Tommasinii* Kotschy u. Haas Kotschy?, *Hirciana* Vukot., *budensis*, *Kanitziana* u. *asterotricha* Borb., *devensis* Simonk., *Simonkaiana* Wagner usw.).

Wieviele der angeblichen Arten und Varietäten in Wirklichkeit Bastarde und Abkömmlinge von solchen sind, lässt sich auch noch nicht annähernd übersehen.

Was Wuchs und Alter betrifft, so erreicht *Robur* einen Stammumfang von 8—9 m, *sessiliflora* von 4—5 m, die oft nur strauchige *pubescens* kaum halb so viel.

*Q. pubescens* soll breitere und dichtere Markstrahlen besitzen als die beiden anderen Arten, deren Holz sich anscheinend nicht unterscheiden lässt.

Ueber Blattform und Nervatur vergleiche man die Arbeiten von DE CANDOLLE, KRAŠAN, ETTINGSHAUSEN, LAURENT, BRENNER, KLEIN usw. Nur *Robur* hat regelmässig am Grund geöhrte Blätter (die angeblichen Abarten mit keilförmigem Blattgrund sind wohl alle hybrid), und nur die Blätter von *Robur* und ihren Bastarden führen bei der Entfaltung regelmässig Anthozyan (daher heisst diese Art französisch *chêne rouge* im Gegensatz zum *chêne blanc*). Für den Abgangswinkel und Abstand der Fiedernerven geben LAURENT und MARTY folgende Zahlen als Mittelwerte:

	Abgangswinkel	Abstand
<i>pubescens</i> . . . .	54°	7—23 mm
<i>sessiliflora</i> . . . .	50°	9—24 mm
<i>Robur</i> . . . . .	51°	12—30 mm

Nach meinen Beobachtungen (vgl. auch Fig. 1—3) sind jedoch die Abgangswinkel bei *pubescens* im allgemeinen noch spitzer als bei *sessiliflora*, bei var. *pinnatifida* (Gmel.) Spenn. bzw. den von KRAŠAN mit *Q. Johnstrupii* Heer verglichenen Formen oft nur 30—40°, wogegen sie bei *Robur* nicht selten 55—60° erreichen.

LAURENT und MARTY geben weiter an, dass *sessiliflora* häufiger als die beiden andern interkalare Fiedernerven habe. Nach meinen Beobachtungen hängt jedoch deren Auftreten lediglich von der Blattgrösse ab; grosse Blätter von *Robur* und namentlich von den Bastarden (vgl. Fig. 2 u. 3) zeigen solche Interkalarnerven ebenso häufig wie *sessiliflora* und auch diese durchaus nicht immer.

Blattform und Blattgrösse variieren bei *pubescens*, *sessiliflora* und ihren Zwischenformen wesentlich mehr als bei *Robur*. Sowohl bei *pubescens*, die im allgemeinen die kleinsten und am tiefsten gelappten Blätter hat, wie bei *pubescens-sessiliflora* fand ich an stark abgefresse-

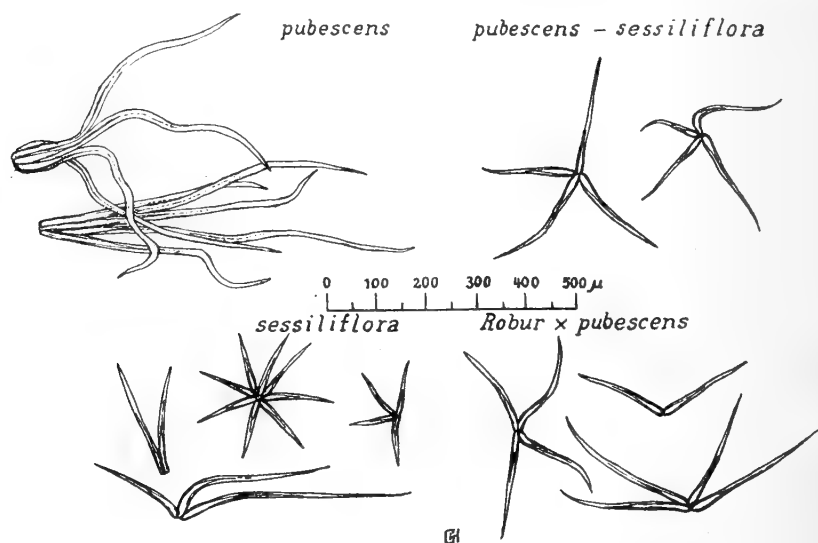


Fig. 4. Büschelhaare von der Blattunterseite von *Quercus pubescens*, *pubescens — sessiliflora*, *sessiliflora* und *Robur x pubescens*, alle aus dem Wallis. Orig.

nen und an geschneitelten Bäumen fast ungelappte Blätter von bis zu 11 cm Breite und 18 cm Länge.

Das sicherste Unterscheidungsmerkmal der 3 Arten bildet nach MOSS, THELLUNG, BUESGEN und meinen eigenen Beobachtungen die Behaarung: *Robur* hat ausgewachsen ganz kahle Blätter und auch in der Jugend niemals Büschelhaare; *sessiliflora* über die ganze Blattunterseite zerstreute, mikroskopisch kleine Sternhaare, an den Nerven ausserdem meist auch noch längere, armstrahlige Büschelhaare; *pubescens* auf der ganzen Unterseite lange Büschelhaare mit 4–7 geschlängelten Strahlen (Fig. 4), alle ausserdem noch in wechselnder Menge kleine einfache und Drüsenhaare (vgl. SCHOTT). Alle Bastarde

haben Büschelhaare von wechselnder Zahl und Grösse. Mit Bezug auf die Behaarung besteht eine völlig kontinuierliche Reihe von *pubescens* über *sessiliflora* zu fast kahlen *Robur*-Hybriden. Die sowohl von *Robur* wie von *sessiliflora* beschriebenen Formen mit grösseren und reichlicheren Büschelhaaren sind wohl alle als *pubescens*-Bastarde zu deuten.

Zusammenfassend ist also zu sagen, dass *Q. sessiliflora* in Bezug auf alle Wuchs- und Blattmerkmale, soweit sie bisher untersucht worden sind, eine Mittelstellung zwischen *pubescens* und *Robur* bzw. deren Bastarden einnimmt. Die Angabe von LAURENT, dass *Robur* und *pubescens* mit Bezug auf die Blattmerkmale miteinander näher verwandt seien als mit *sessiliflora*, ist sicher unrichtig.

Mit Bezug auf den Blütenstand stimmt *sessiliflora* im wesentlichen mit *pubescens* überein; sie entfaltet ihre Blüten meist etwas später als *Robur*, aber früher als *pubescens*. Ueber die Blütenmerkmale der 3 Arten scheinen bisher keine vergleichenden Untersuchungen angestellt worden zu sein; nur über den Pollen liegen die schon oben angeführ-

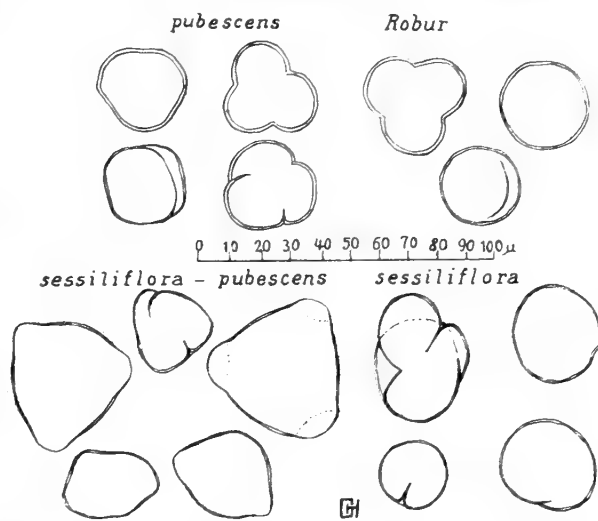


Fig. 5. Pollen von *Quercus pubescens*, *Robur*, *sessiliflora*, *sessiliflora*-*pubescens* und *sessiliflora*. Orig.

ten Angaben ERDTMANS vor. Meine Nachprüfung (vgl. Fig. 5) ergab, dass keine Möglichkeit besteht, den Pollen von *Robur* von demjenigen von *pubescens* zu unterscheiden und dass auch derjenige von *sessiliflora* im Durchschnitt von derselben Grösse ist. Er ist jedoch im allgemeinen dünnwandiger und variiert in Grösse und Form wesentlich mehr als derjenige der ersteren Arten. Bei dem Bastard *pubescens*  $\times$  *sessiliflora* ist diese Variabilität noch stärker; die Grösse schwankt nach meinen Messungen zwischen 20 und 40  $\mu$  gegenüber nur 27—35  $\mu$  bei *Robur* und *pubescens*. Die andern Bastarde habe ich nie blühend gefunden. Dass die *Robur*-Hybriden selten zur Blüte gelangen, hat schon KRAŠAN beobachtet. FOCKE (1881, zitiert nach BUESGEN) fand bei *Robur*  $\times$  *sessiliflora* „normalen“ Pollen; eine zytologische Untersuchung steht aber bisher aus.

Ueber die Fruchtmerkmale liegen zahlreiche Untersuchungen besonders von KIENITZ, OELKERS, STENZEL und BURGER vor. Nach KIENITZ sind die Eicheln im Norden allgemein matter und weniger lebhaft gelb als im Süden. Nach OELKERS hat *Robur* im Durchschnitt um 14 % längere und um 6 % breitere Früchte als *sessiliflora*; diejenigen von *pubescens* sind nach dem mir vorliegenden Material von denen von *sessiliflora* nicht zu unterscheiden, im ganzen vielleicht etwas kleiner. BURGER sieht in der Streifung der Früchte eines der konstantesten Unterscheidungsmerkmale von *Robur* und *sessiliflora*.

#### V. DIE HYBRIDE NATUR DER Q. SESSILIFLORA

*Q. sessiliflora* steht in fast allen Merkmalen zwischen *Robur* und *pubescens*, kann aber ihrer Verbreitung und ihrem späten Auftreten nach nicht wohl eine phylogenetische Zwischenform sein. Andererseits teilt sie die Merkmale der Behaarung und des Pollens mit unzweifelhaften Bastarden. Hieraus muss ich den Schluss ziehen, dass *Q. sessiliflora* ein Produkt der Kreuzung *Robur*  $\times$  *pubescens* darstellt, das sich nicht prinzipiell von den andern Kreuzungsprodukten unterscheidet.

Dass die Bastardierung bei der Artbildung von *Quercus* eine grosse Rolle spielt, ist ausser von KRAŠAN namentlich von amerikanischen Forschern (JEFFREY, MAC DOUGAL) hervorgehoben worden. Was HERIBERT-NILSSON u.a. für *Salix*, SCHROETER für *Populus*, MORGENTHALER für *Betula* nachgewiesen haben, gilt in ebensolchem Umfang auch für *Quercus*. „MORGENTHALER schreibt . . . mit Recht der Bastardierung eine hervorragende Rolle bei der Entstehung der zahllosen Zwischenformen zu . . . Aehnlich wie bei den Birken werden die Verhältnisse bei den Eichen liegen“ schrieb BUESGEN (1917 S. 325).

Zwei Haupteinwände werden gegen die Deutung der Traubeneiche als Bastard erhoben werden: ihre weit über das Areal der Flaumeiche hinausgehende Verbreitung und ihre Fruchtbarkeit. Dass beides nichts gegen die Bastardnatur einer Pflanze beweist, haben KERNER, LOTSY, ERNST u.a. (vgl. auch meine Zusammenstellung von 1922) hinlänglich dargelegt.

Es kann vielmehr geradezu als Regel gelten, dass die Bastarde südlicher und östlicher Arten in Europa weiter nach Norden und Westen reichen als ihre Eltern. Das ist der Fall bei *Populus alba*  $\times$  *tremula*,

*Rubus tomentosus*  $\times$  sp., *Sorbus aria*  $\times$  *aucuparia*, *Crataegus oxyacantha*  $\times$  *monogyna*, *Tilia cordata*  $\times$  *platyphyllos*, *Sempervivum arachnoideum*  $\times$  *tectorum*, *Scleranthus annuus*  $\times$  *perennis*, sehr wahrscheinlich auch bei vielen Formen von *Festuca*, *Poa*, *Thalictrum*, *Potentilla*, *Alchemilla*, *Rosa*, *Medicago*, *Ononis*, *Vicia*, *Mentha*, *Thymus*, *Pulmonaria*, *Antennaria*, *Artemisia*, *Taraxacum*, *Crepis*, *Hieracium* usw. Die Nordgrenze von *Rubus tomentosus* ist derjenigen der *Quercus pubescens* sehr ähnlich: vom Siebengebirge zum Ahrtal, durch Hessen und Thüringen nach Schlesien und Böhmen. Unzweifelhafte Bastarde, wie *R. Fioniae* Frid., reichen aber bis Dänemark und Südschweden. Für weitere Beispiele verweise ich auf meine Darstellungen im 4. Band von HEGR's Flora von Mitteleuropa und, speziell was den Höhenstieg der Bastarde betrifft, auf meine erst später erscheinenden „Vegetationsstudien am Walliser Rhoneknie“.

Viele auf experimentellem Weg erzeugte Bastarde (z.B. von *Salix*) zeigen viel weniger intermediären Charakter als *Quercus sessiliflora*, und dass viele (z.B. *Medicago varia*) vollkommen fruchtbar sind, sei es nun auf geschlechtlichem oder apogamem Weg, ist ebenfalls längst festgestellt.

Das merkwürdige Verbreitungsgebiet und die in den verschiedenen Gebieten abweichenden Klimaansprüche der Traubeneiche lassen vermuten, dass sie polyphyletisch entstanden ist. Ein Ausbreitungszentrum dürfte in Grossbritannien, ein anderes in den Südalpen gelegen sein. Das späte Erscheinen in Skandinavien erkläre ich mir durch folgende Hypothese:

*Q. pubescens* wird, wofür ich bisher keine paläontologischen Beweise kenne, gleich den vielen noch heute Grossbritannien bewohnenden Mediterranpflanzen, diese Inseln in der postglazialen Wärmezeit besiedelt<sup>1)</sup> und sich daselbst mit *Robur* gekreuzt haben. Unter den Bastarden wird eine Form besonders fruchtbar gewesen sein und sich entweder unmittelbar oder in Form von noch konkurrenzfähigeren Spalt- oder Rückkreuzungsprodukten weiter ausgebreitet haben. Mit dem Klimasturz ist dann *Q. pubescens* in Nordeuropa ausgestorben. Ganz ähnlich wird es sich mit *Populus canescens*, *Sorbus suecica* und *fennica*, *Crataegus curvisepala* und vielen anderen hybridogenen Arten verhalten.

An der heutigen Nordgrenze der *Q. pubescens* werden noch heute vor

<sup>1)</sup> Dasselbe nimmt SCHALOW auch für Nordostdeutschland an (Anm. während des Druckes).

unseren Augen solche Bastarde gebildet, und dass sie über das Areal der *pubescens* sowohl in horizontaler wie in vertikaler Richtung hinausgehen, lehrt besonders eindrucklich *Q. Streimii* Heuffel („*pubescens*  $\times$  *sessiliflora*“) in den Alpen. Nichts hindert uns nunmehr, sowohl diesen Bastard wie auch *sessiliflora*, „*sessiliflora*  $\times$  *Robur*“ und den „Tripelbastard“ für Spalt- oder Rückkreuzungsprodukte der einfachen Kreuzung *pubescens*  $\times$  *Robur* zu erklären.

In den Zentral- und Nordalpen werden alle diese Formen wie in Nordeuropa erst postglazial entstanden sein; aber nichts steht der Annahme im Wege, dass sich ganz entsprechende Vorgänge schon im Pliozän und Diluvium abgespielt haben. Wie jedoch aus der Kreuzung *Sorbus aria*  $\times$  *aucuparia* in den Alpen eine andere konstante Form (*S. Mougeotii* Soyer-Will. et Godr.) als im Baltikum (*S. suecica* (L.) Kroker et Almq.) hervorgegangen ist, so scheint auch wenigstens die uns heute als typische *sessiliflora* erscheinende Eiche nur an einem oder an wenigen Orten entstanden zu sein. Ersteres wäre dann anzunehmen, wenn SIMONKAI mit seiner Behauptung Recht behalten sollte, dass die ungarische und ostalpine *sessiliflora* von der nordwesteuropäischen verschieden und als *Q. aurea* Wierczb. abzutrennen sei. Für einen solchen diphyletischen Ursprung würden auch die verschiedenen klimatischen Ansprüche und die geschilderten Unterschiede in der Pollenbeschaffenheit sprechen.

Die eben entwickelten Anschauungen haben auch ihre Konsequenzen für die Paläontologie: Auch die Vielgestaltigkeit der fossilen Eichen kann und wird auf Kreuzung beruhen, auch ohne dass der Beweis hierfür erbracht werden kann. Wie heute die immergrünen Eichen der *Ilex*-Gruppe nicht nur unter sich, sondern auch mit den Roburoiden sehr leicht bastardieren (vgl. Fig. 1f), so wird es auch schon im Miozän und Pliozän gewesen sein. So wird vielleicht KRAŠAN auch mit der Annahme Recht behalten, dass nicht nur der Blattpolymorphismus von *sessiliflora*, sondern auch der von *pubescens* und den andern mediterranen und orientalischen Flaumeichen auf alte Kreuzungen zurückzuführen ist, an denen besonders auch immergrüne Arten beteiligt gewesen sein mögen. — Ob *Q. Robur* auf europäischem Boden oder vielleicht — gleich den in der neuen Welt ausgestorbenen Pferden — in Amerika entstanden ist und wo sie zuerst in Berührung mit *pubescens* gekommen ist, bleibt zukünftiger Forschung zur Entscheidung vorbehalten.

Diese Fragen weiter zu verfolgen und vor allem auch auf dem allein entscheidenden experimentellen und zytologischen Weg zu prüfen, muss ich andern überlassen.

## LITERATUR

- ANDERSSON, GUNNAR. Die Geschichte der Vegetation Schwedens kurz dargestellt. Englers Bot. Jahrb. 22, 1896.
- ANDERSSON, GUNNAR. Die Entwicklungsgeschichte der skandinavischen Flora. Wissensch. Ergebn. Bot. Kongr. Wien 1905, Jena 1906.
- ASCHERSON, P. u. GRAEBNER, P. Synopsis der mitteleuropäischen Flora 4, 1911.
- BECK v. MANAGETTA, GUENTHER. Flora von Nieder-Oesterreich 1, 1890.
- BORBÁS, V. v. Balanographische Kleinigkeiten. Bot. Centralbl. 18, 1884 u. Deutsch. Bot. Monatsschr. 1887.
- BORNMUELLER, J. Quercus lanuginosa Lam. in der Flora von Jena. Ber. d. Freien Ver. f. Pflanzengeogr. u. syst. Bot. für 1919, Berlin 1921.
- BORZI, A. Le Querci della Flora Italiana, Rassegna descrittiva. Boll. R. Orto bot. e Giard. colon. Palermo 10, 1911.
- BRAUN-BLANQUET, J. L'origine et le développement des flores dans le Massif central de France. Paris-Zürich 1923.
- BRENNER, WILHELM. Klima und Blatt bei der Gattung Quercus. — Zur Entwicklungsgeschichte der Gattung Quercus. Flora 90, 1902.
- BUESGEN, M. Cupuliferae in KIRCHNER, LOEW und SCHROETER. Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas 2, 1911—13.
- BUESGEN, M. Bau und Leben unserer Waldbäume. Jena (Fischer) 2. Aufl. 1917.
- BURGER, D. Ueber biologische und morphologische Eigenschaften der Stiel- und Traubeneiche und ihre Erziehung im Forstgarten. Mitt. Schweiz. Zentralanst. f. d. Forstl. Versuchswesen 11, 1921.
- CANDOLLE, ALPH. DE. Etude sur l'espèce à l'occasion d'une révision de la famille des Cupulifères. Ann. Sc. Nat. Bot. 4. Sér. 18, 1862.
- CANDOLLE, AUG. PYR. DE. Prodromus systematis nat. regni veget. 16, Paris 1824—73.
- COUTINHO, PEREIRA. Os Quercus de Portugal. Bol. da Soc. Brot. 6, Coimbra 1888.
- DEPAPE, G. Note sur quelques chênes miocènes et pliocènes de la vallée du Rhône. Revue gén. de Bot. 24, 1912.
- ERDTMAN, GUNNAR. Einige geobotanische Resultate einer pollenanalytischen Untersuchung von südwestschwedischen Torfmooren. Svensk Bot. Tidskr. 14, 1920.
- ETTINGSHAUSEN, CONSTANTIN v. Ueber die Nervation der Blätter bei der Gattung Quercus. Denkschr. Akad. Wiss. Wien math.-nat. Cl. 63, 1896.
- ETTINGSHAUSEN, C. v. u. KRAŠAN, FR. Untersuchungen über Ontogenie und Phylogenie der Pflanzen auf paläontologischer Grundlage. Ebenda 57, 1890.

- FEKETE, L. u. BLATTNY, T. Die Verbreitung der forstlich wichtigen Bäume und Sträucher im ungarischen Staate. Selmechanya 1914.
- FISCHER-BENZON, R. Die Moore der Provinz Schleswig-Holstein. Hamburg 1891.
- GAMS, H. Noch einmal die Herkunft von *Cardamine bulbifera* (L.) Crantz und Bemerkungen über sonstige Halb- und Ganzwaisen. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 40, 1922.
- GAUDIN, CH. TH. et STROZZI, C. Contributions à la flore fossile italienne. Denkschr. Schweiz. Naturf. Ges. 16—18, 1858—60.
- HEER, OSWALD. Flora fossilis arctica. Zürich 1863—83.
- HEMPEL, G. u. WILHELM, K. Die Bäume und Sträucher des Waldes. 2, Wien 1889.
- HOFFMANN, H. Wie ist die Thatsache zu erklären, dass *Quercus pedunculata* weiter nach Norden geht, *Qu. sessiliflora* aber höher im Gebirge aufsteigt? Ber. Oberhess. Ges. f. Nat.- u. Heilk. Giessen, 28, 1890.
- ISSLER, E. Les taillis de chêne du Département du Haut-Rhin et leur cortège floristique. Bull. Assoc. Philomath. d'Alsace 6, 1922.
- ISSLER, E. Les associations végétales des Vosges méridionales et de la plaine rhénane avoisinante 1, Colmar 1924.
- JEFFREY, E. C. Hybridism and the rate of evolution in Angiosperms. American Naturalist 50, 1916.
- JESSEN, KNUD. Moseundersøgelser i det nordøstlige Sjaelland. Danmarks Geol. Undersøg. II 34, 1920.
- KERNER v. MARILAUN, A. Können aus Bastarten Arten werden? Oesterr. Bot. Zeitsch. 21, 1871.
- KIENITZ, M. Ueber Formen und Abarten heimischer Waldbäume. Zeitschr. f. Forst- u. Jagdwesen, Berlin 1879.
- KLEIN, E. J. Variabilität der Eiche. Bull. Soc. nat. Luxembourg N. S. 6, 1912.
- KOTSCHY, TH. Die Eichen Europas und des Orients. Olmütz 1862.
- KRAŠAN, FRANZ. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der mitteleuropäischen Eichenformen. Englers Bot. Jahrb. 7, 1886.
- KRAŠAN, FRANZ. Zur Geschichte der Formenentwicklung der roburoiden Eichen. Ebenda 8, 1887.
- LANDOLT, H. Von Stiel- und Traubeneiche und den Eichenbeständen am aareseitigen Fusse des Bucheggberges. Schweiz. Zeitschr. f. Forstwesen 61, 1910.
- LASCH, W. Die Eichenformen der märkischen Wälder, hauptsächlich um Driesen. Bot. Zeitung 1857.
- LAURENT, L. Flore pliocène des Cinérites du Pas de la Mougudo et de St. Vincent la Sabie (Cantal). Ann. Mus. Hist. nat. Marseille 9, 1904—5.
- LAURENT, L. et MARTY, P. Flore foliaire pliocène des argiles de Reuver et des gisements synchroniques voisins. Mededeel. van 's Rijks geol. Dienst B 1, 1923.
- LOTSY, J. P. Evolution by means of hybridization. The Hague 1916.
- LOTSY, J. P. Die Bedeutung Mendels für die Deszendenzlehre. Studia Mendeliana, Brünn 1923.
- MAC DOUGAL, D. T. Climatic selection in a hybrid progeny. Plant World 14, 1911.
- MORGENTHAUER, H. Beiträge zur Kenntnis des Formenkreises der Sammelart *Betula alba* L. Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich 60, 1915.



- MOSS, C. E. British oaks. *Journal of Botany* 48, 1910.
- OELKERS, F. Stiel- und Traubeneiche. Eine variationsstatistische Untersuchung. *Zeitschr. f. Forst- u. Jagdwesen* 45, 1913.
- OELKERS, F. Ueber die Fruchtformen unserer Eichen. *Jahresber. Niedersächs. Bot. Ver.* 4/5, 1913.
- POST, LENNART VON. Ur de sydsvenska skogarnas regionala historia under postarktisk tid. *Geol. Fören. Förhandl.* 46, Stockholm 1924.
- SAPORTA, G. DE. Revue des travaux de paléontologie végétale. *Rev. gén. de Bot.* 5, 1893.
- SAPORTA, G. Sur les rapports de l'ancienne flore avec celle de la région provençale actuelle. *Bull. Soc. bot. de France* 40, 1893.
- SAPORTA, G. et MARION. L'Evolution du règne végétal. Paris 1885.
- SCHALOW, E. Ein für Nord- und Ostdeutschland neuer Waldbaum. *Quercus pubescens* Willd. in der Neumark. *Ostdeutscher Naturwart I*, Breslau 1924.
- SCHNEIDER, C. K. Handbuch der Laubholzkunde 1, Jena 1904.
- SCHOTT. Der anatomische Bau der Blätter der Gattung *Quercus*. Diss. Heidelberg, Breslau 1900.
- SCHOTTKY, ERNST. Die Eichen des extratropischen Ostasiens und ihre pflanzengeographische Bedeutung. *Englers Bot. Jahrb.* 47, 1912.
- SCHROETER, C. Ueber die Verbreitung von *Populus alba* L. *Verh. Naturf. Ges. Basel* 35, 1923.
- SCHUR, J. F. Die siebenbürgischen Eichen. *Bot. Wochenblatt* 1857.
- SERNANDER, RUTGER. Om Litorina-tidens klimat och vegetation. *Geol. Fören. Förhandl.* 15, 1893.
- SERNANDER, RUTGER. Studier öfver den gotländska vegetationens utvecklingshistoria. Upsala 1894.
- SIMONKAI, LAJOS. Hazánk tölgyfajai és tölgyerdei (*Quercus* et *Querceta Hungariae*). *Akad. math. etc. Budapest*, 1890.
- SIMONKAI, LAJOS. Bearbeitung von *Quercus* in DALLA u. TORRE SARNTHEIN. Die Farn- u. Blütenpfl. v. Tirol. 2, 1909.
- STEENSTRUP, JAPETUS. Geognostisk-geologisk Undersøgelse af Skovmoserne Vidnesdam og Lillemose i det nordlige Sjaelland. *Vidensk. Selsk. Afh.* 9, 1842.
- STENZEL, G. Samenformen der Eiche. *Bibliotheca botanica* 21, Cassel 1890.
- THELLUNG, ALB. Referate in Ber. Schweiz. Bot. Ges. 20, 1911 u. 21, 1912.
- VAUPELL, CHR. De nordsjaellandske Skovmoser. En botanisk-mikroskopisk Undersøgelse af de Plantedele, som danne Törven, og af de Levninger af Fortiden Skove, der ere bevarede i nogle nordsjaellandske Skovmoser. Kopenhagen 1852.
- VUKOTINOVIČ, LUD. DE. Formae *Quercuum croaticarum* in ditone Zagrabiensi provenientes. Agram 1883.
- WAGNER, J. *Quercus Simonkaiana* Wagner (*Qu. Robur* L. f. *brevipes* Heuff. × *Qu. lanuginosa* Lam.). *Ung. bot. Blätter* 13, 1914.
- WARMING, EUG. Dansk Plantevaekst. 3. Skovene. *Bot. Tidskrift* 35, 1916.
- WEBER, C. A. Ueber eine diluviale Flora bei Fahrenkrug. *Beibl. Englers Bot. Jahrb.* 1893.

- WEBER, C. A. Ueber die fossile Flora von Honerdingen und das nordwestdeutsche Diluvium. Abh. naturw. Ver. Bremen 1896.
- WENZIG, TH. Die Eichen Europas, N.-Afrikas und Innerasiens. — Die Eichenarten Amerikas. — Die Eichen Ost- und Südasiens. Jahrb. Bot. Garten u. bot. Mus. Berlin 3—4, 1884—86.
- WERNER, E. Einheimische und fremde Eichen. Mitt. Naturw. Ges. Isis in Meissen 12, 1912/14.
- WILLKOMM, M. Forstliche Flora von Deutschland und Oesterreich. Leipzig, 2. Aufl. 1887.
- WITTMACK, L. Unterschiede unserer beiden Eichenarten. Gartenflora 59, 1910.
-

## OVER EEN RECESSIEVEN VORM VAN AANGEBOREN OPHTHALMOPLEGIE

door Dr. P. J. WAARDENBURG,

oogarts te Arnhem

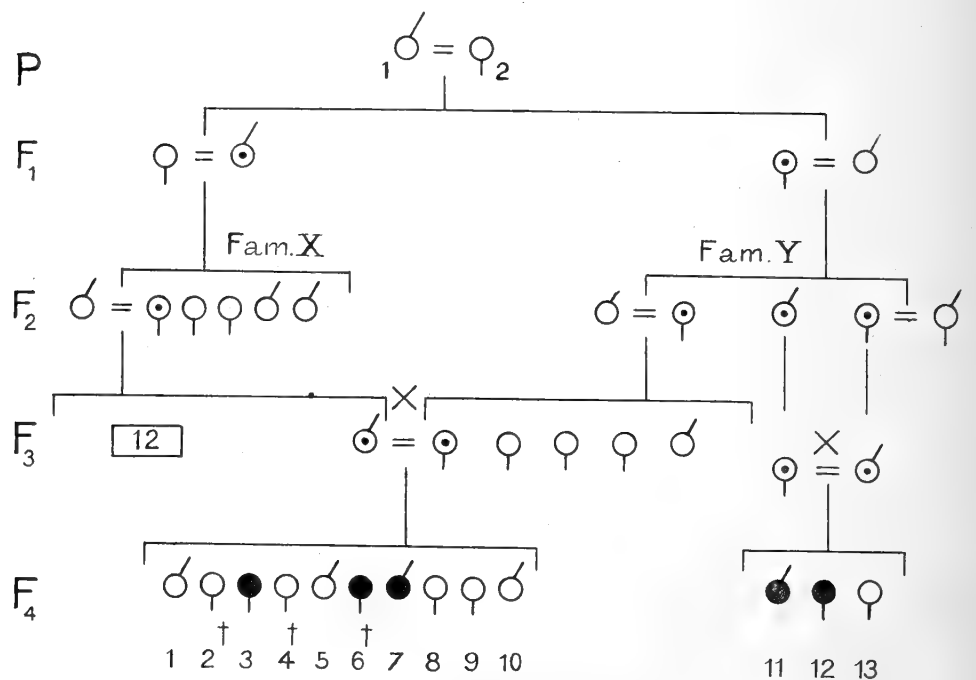
4

Onder ophthalmoplegie verstaat de medicus een bewegelijkheidsdefect van verscheidene oogspieren, wat zoowel aangeboren als verworven kan zijn. In het laatste geval bestaat de stoornis meestal op één oog, waarbij dan eenige spieren zijn aangetast; in het eerste geval zijn dikwijls de beide oogen behept en nagenoeg steeds is dit zoo, wanneer de aandoening niet alleen aangeboren (congenitaal) is, maar bovendien erfelijk blijkt te zijn. Zoo heel vaak is deze erfelijke ophthalmoplegie van beide oogen, die dan bijna altijd met hangende oogleden (ptosis) gecombineerd is, nog niet beschreven. In het standaardwerk van WILBRAND en SÄNGER (*Neurologie des Auges*, Bd. I en Bd. VIII) zijn 21 gevallen tot 1921 overzichtelijk weergegeven. Behalve deze vond ik nog in de litteratuur mededeelingen van BRADBURN, GINSBURG, HÜTTEMANN, BRIGGS, CROUZON et BÉHAGUE, DIMITRY. De eenige Hollandse publicatie is die van FLIERINGA, waarin een gezin uit Friesland beschreven wordt. Natuurlijk biedt ook dit kenmerk, evenals zoo veel andere normale en abnormale kenmerken bij den mensch een zekere fluctueerende variabiliteit, zoodat noch de oogstand, noch het aantal of de intensiteit van aantasting der spieren in alle beschreven families gelijk is; toch vertegenwoordigt iedere familie opzichzelf een voor de individuele leden gelijksoortig type. Voor oogheelkundige bijzonderheden verwijs ik naar mededeelingen in vaktijdschriften; ook ik hoop hierop elders nader in te gaan. Zelden is er alleen erfelijke ptosis, zonder defect der oogspierbeweging.

Uit erfelijkheidsoogpunt interesseert ons in dit geval, dat nagenoeg nergens in de litteratuur voedsel gegeven kan worden aan de meening, dat de familiäre ophthalmoplegie recessief zou zijn, tenzij men een en-

kel geïsoleerd of familiair (alleen die van VOSSIUS, GUENDE en BLOCH) congenitaal geval zoo zou willen opvatten, zonder bewijs; maar dat in tegendeel ongeveer alles er op wijst, dat deze aandoening enkelvoudig dominant is (meestal werden 2 of 3 geslachten genoemd, eens 4, en bij de erfelijke ptosis zelfs eens 5 en eens 6 geslachten). In dien zin uiten zich dan ook alle bevoegde schrijvers van monografieën, bijv. H. W. SIEMENS, A. PETERS en CROUZON. Zij rangschikken de familiale ophthalmoplegie onder de erfelijke dominante gebreken. CROUZON zegt echter voorzichtig: „Très exceptionnellement cette ophthalmoplegie est familiale sans être héréditaire”; wat de oorzaak betreft is zijn conclusie o.a.: „c'est en vain que l'on a soupçonné. . . la consanguinité” enz.

De merkwaardigheid van den door mij gekozen titel van dit opstel komt zodoende in een helderder licht. Ik ben nl. in de gelegenheid geweest een verband te leggen tusschen twee gezinnen in de buurt van Arnhem waar de aandoening bij respect. drie en twee gezinsleden voor-



○ = uiterlijk normaal. Hieronder zijn sommige homozygoot en dus vrij van het kenmerk (DD), anderen (onbekend welke) heterozygoot (DR).

⊙ = personen, die in ieder geval heterozygoot (DR) moeten zijn.

● = personen, die het kenmerk manifesteren (RR).

X = consanguin huwelijk.

kwam, door deze in een stamboom weer te geven. De lezer kan zich een denkbeeld van de door mij gevonden aandoening vormen door beschouwing van de hiernevens afgebeelde fotografieën van oogen en omgeving. In het eene gezin zijn de oogen geheel onbewegelijk, behoudens enkele

Eerste gezin :



F. 4. No. 3.



F. 4. No. 7.

Tweede gezin :



F. 4. No. 11.



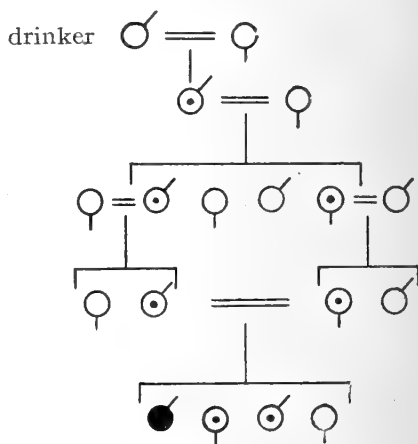
F. 4. No. 12.

nystagmoïde trekkingen, in het andere gezin was alleen een zeer geringe beweging naar boven op beide oogen en dito naar buiten op één oog mogelijk. In beide gezinnen bestond sterk scheelzien naar buiten van beide oogen met hooger stand van het rechter oog en hangende oogleden (ptosis) die door de voorhoofdsspier in het eene gezin juist boven den linker pupil, in het andere boven beide pupillen getrokken konden worden. Blickrichtingen konden alleen door hoofdbewegingen uitgevoerd worden. Bij alle patiënten waren de pupillen zeer nauw. In het eene gezin waren de personen sterk oververziende (hypermetroop), in het andere sterk bijziende (myoop). De sexe was niet van invloed op de manifestatie. Uit operatieve behandeling bleek mij, dat de oogspieren aanwezig waren; de fout schuilt ergens in het nerveus apparaat, waarschijnlijk in een onvoldoende ontwikkeling van de zenuwkernen (aplasie).

Dat de aandoening in de door mij waargenomen familie recessief is, mag uit de volgende feiten worden afgeleid:

- 1°. de aandoening is familiair, zonder hereditair te zijn;
- 2°. het is niet bekend uit dierproeven of ervaringen bij den mensch, dat paratypische (chemische of mechanische of biologische) invloeden

of dochter uit de fam. X gehuwd was met een dochter (niet) of zoon (neef) uit de familie Y, wat thans niet het geval is geweest. Ware nu werkelijk alcoholisme de oorzaak van de kiemvariatie geweest, dan zou de openbaring van de gevolgen op zijn vroegst drie geslachten later hebben plaats gehad, mits een consanguin huwelijk gesloten ware in de tweede generatie; dus ongeveer 75 jaar na het eerste ontstaan. Wanneer de lezer de moeite neemt de overeenkomstige bladzijden bij LENZ (blz. 263) en bij SIEMENS (blz. 179) op te slaan, zal hij zien, dat ik met genoemde schrijvers bij de berekening der manifestatie één generatie verschil. Zij geven bijgaanden hypothetischen stamboom: maar gaan daarbij uit van de gedachte, dat zij in de F<sub>1</sub> generatie slechts een kiemvariatie voor één kind aannemen, zoodat alles een geslacht opschuift en zij daardoor meenen, dat de recessieve degeneratieve uitingen van heden op zijn laatst in den Napoleonischen tijd ontstaan zijn, maar misschien wel veel vroeger en vanaf dien van Frederik den Groote of de reformatie of dertigjarigen oorlog dateeren, omdat het sluiten van bloedverwante huwelijken uitzondering is.

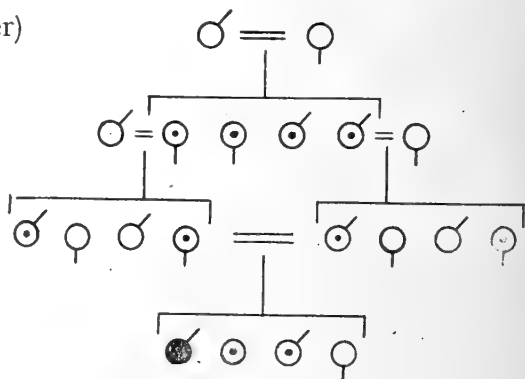


Volgens mij kan men de zaak ook aldus voorstellen:

kiemvariatie (event. bij drinker)

F<sub>1</sub> allen heterozygoot

huwelijk van neef en nicht



omdat het niet noodig is aan te nemen, dat de kiemvariatie juist optrad bij de vorming van één bepaalden gameet, maar ook reeds veel vroeger bij de deeling der geslachtscellen kan hebben plaatsgehad, zoodat alle cellen, die daarvan afstammen en eveneens verscheidene

tijdens de graviditeit deze aandoening kunnen veroorzaken, maar al kon dit, dan zou het nog hoogst onwaarschijnlijk moeten worden geacht, dat in twee verschillende moeders tijdens de zwangerschappen gelijksoortige of ongelijksoortige omstandigheden een gelijksoortig effect zouden sorteeren;

3°. de ouders der behepte kinderen zijn in beide gezinnen bloedverwant (eens achterachterneef en nicht, eens neef en nicht) en zijn alle vier afstammelingen van de in den stamboom aangegeven stam-ouders. Het deed mij genoeg dit te kunnen bewijzen, daar ik het a priori waarschijnlijk geacht heb, omdat de aandoening zoo uiterst zeldzaam is.

Deze stamboom is eenig in zijn soort en tevens een illustratie van de door SIEMENS en BAUR-FISCHER-LENZ in hun leerboeken gegeven beschouwingen over een eventueelen invloed van alcohol op de nakomelingschap, wanneer de alcohol idiokinetische wijzigingen zou teweeg brengen en deze genenverandering evenals de meeste experimenteele idiovariatiën (bijv. van MORGAN) recessief zou zijn. Niet, dat mij in deze familie iets van alcoholisme gebleken is, maar ik gebruik het voorbeeld van FISCHER en LENZ als parallel van het mijne en het mijne als demonstratie van hun opvatting. De vraag doet zich nl. voor op welke wijze de genen, die zich hier in heterozygoten toestand klaarblijkelijk niet manifesteren, ontstaan zijn. In ieder geval moeten wij aannemen, dat in 3 geslachten der ascendenten reeds heterozygote individuen zijn voorgekomen. Het is mogelijk, dat de kiemvariatie nog vele geslachten vroeger heeft plaats gehad, maar daar dit voor het principiele der beschouwing van weinig beteekenis is, wil ik eens aannemen, dat zij bij den stamvader P 1 of stammoeder P 2 is ontstaan, door welke oorzaak dan ook (hier is de parallel met het voorbeeld van SIEMENS en LENZ, die voor een oogenblik alcohol als kiemgif veronderstellen). Dit beteekent dan, dat noch de stamouders zelf noch hun kinderen de aandoening manifesteerden, want de laatsten erfden den aanleg van één kant en den normalen domineerenden aanleg van den anderen kant. In onzen stamboom is deze latente erfelijkheid zoolang doorgegaan tot twee heterozygote individuen een huwelijk sloten (waartoe de bloedverwantschap disponeerde.) Zoolang de personen met vreemden huwden, was de kans op manifestatie der aandoening vrij wel uitgesloten. In onzen stamboom komt de aandoening voor den dag, minstens 4 generaties nadat haar aanleg ontstond. Ze zou zich op zijn vroegst hebben kunnen openbaren 3 generaties na het ontstaan, wanneer bijv. een zoon

nieuw te vormen gameten de gevolgen ervan ondervinden. Wat den alcohol betreft pleit natuurlijk het (zeker gecontateerde?) feit, dat in een latere periode van geheelonthouding weer gezondere kinderen geboren werden, voor de meening van LENZ.

Uit deze beschouwing volgt, dat wanneer een recessief kenmerk in homozygoten toestand zichtbaar wordt, het daarom nog niet noodig is, dat het zich reeds in de ascendentie gemanifesteerd heeft.

Ik zal mij in dit opstel niet laten verleiden verdere hypothetische bespiegelingen te houden. Even onzeker als wij nog zijn omtrent het bestaan van kiemgifstoffen, die blijvende kiemvariatiën zouden veroorzaken, even weinig weten wij van andere oorzaken voor het ontstaan van erfelijke pathologische variëteiten. Men kan denken aan een stoornis in de antagonie van homologe chromosomen, chromomeren of genen, bij MORGAN's „crossing-over" verschijnselen. Bij uitzondering zou bijv. een chromomeer in de verkeerde gameet terecht kunnen komen, zoodat de eene gameet een bepaald geen zou verloren, de andere het dubbel zou verkregen hebben. Deze verborgenheden zal de toekomst moeten ontsluiëren.

#### ZUSAMMENFASSUNG

1. Zum ersten Mal konnte gezeigt werden, dass es neben der dominanten familiären Ophthalmoplegie auch eine rezessive Form gibt.

2. Der Verf. konnte zwischen zwei isolierte Familien mit behafteten Mitgliedern, dessen Eltern Verwandte waren, einen Verband legen und zeigen, dass die Anlage mindestens vor 4 Generationen in der Ascendenz entstanden sein musste.

#### LITTERATUUR

- WILBRAND u. SÄNGER. Neurologie des Auges. Bd. I § 47, S. 82. Bd. VIII. S. 181.  
 BRADBURN. Ophth. Rev. 1912. 91.  
 HÜTTEMANN. v. Graefes Arch. 80. 280.  
 BRIGGS. Am. Journ. of Ophth. Juni 1919. 408.  
 CROUZON et BÉHAGUE. Bull. et mém. de la Soc. med. des hop. de Paris. 36. 10. 172. 1920.  
 FLIERINGA. Zeitschr. f. Augenh. 52. 1.  
 H. W. SIEMENS. Einführung in die allgemeine Konstitutions- u. Vererbungs-pathologie. Karger. Berlin 1921.  
 A. PETERS. Die angeborenen Fehler u. Erkrankungen des Auges. Cohen. Bonn 1909.  
 CROUZON. Maladies familiales du système nerveux. Malaine. Paris. 1921.  
 BAUR-FISCHER-LENZ. Menschliche Erblchkeitslehre. Lehmann. München 1921.



## BOEKBESPREKING

BOEKE, J. 1924. *Algemeene Biologie. Leer der levensverschijnselen naar voordrachten in populair-wetenschappelijken vorm bewerkt.* M. 111 fig., 308 pp. Mij. voor goede en goedkoope lect. Nederl. Bibl., Amsterdam. Ingen. f 1.90, geb. f 2.50.

Dit boekje, populair-wetenschappelijk in den goeden zin des woords en uitnemend geïllustreerd, verdient in alle opzichten aanbeveling. In groote lijnen behandelt het hoofdstukken uit de algemeene biologie en is doordrenkt met het diepe ontzag, dat de schrijver heeft voor het groote mysterie van het leven. Dit en de prettige schrijftrant geven het boek een groote bekoring.

Door de algemeenheid van het onderwerp en de populaire vorm leent het zich natuurlijk niet voor een volledige en uitvoerige bespreking in dit tijdschrift. Ik wil dan ook volstaan met van het eerste gedeelte slechts den inhoud aan te duiden. In de eerste 5 hoofdstukken worden cel en protoplama, bewegingsverschijnselen en prikkelfysiologie behandelt. In het tweede gedeelte vinden wij in voortreffelijken vorm de cel- en kerndeeling, bevruchting en reductiedeeling uiteengezet.

Het laatste hoofdstuk is aan de erfelijkheidsleer gewijd en dit leent zich het meest voor een bespreking hier. Men kan natuurlijk in de ca. 40 bladzijden druks, die dit gedeelte inneemt, geen veelomvattende uiteenzetting verwachten. Ook hier vinden wij dus de groote problemen in groote lijnen.

Op enkele punten wil in nader ingaan.

De schrijver accepteert de mutatietheorie zonder er op te wijzen, dat deze aan zeer ernstige kritiek blootstaat. Dit is wel begrijpelijk, daar dit in een populair werk niet altijd goed mogelijk is. Te betreuren vind ik het echter, dat de schrijver niet betere voorbeelden heeft gekozen. Zeer zeker zijn er talrijke voorbeelden te vinden, die minder

onbewezen zijn dan de Bruine beuk, *Chelidonium maius laciniatum*, mosroos en merinoschaap. Gevaarlijk vind ik het om zonder kritiek de voorstelling weer te geven, dat honden- en kippenrassen hun ontstaan aan mutatie te danken zouden hebben. Dat het voorbeeld van *Draba* verba gegeven is, zal waarschijnlijk daaraan te wijten zijn, dat het resultaat van Bannier's onderzoek, waarbij voor bepaalde vormen van deze soort apogamie is aangetoond, nog niet bekend was tijdens het schrijven van dit hoofdstuk.

Wij kennen in de erfelijkheidsleer een opvatting, die door den schrijver in een vergelijking wordt gekarakteriseerd, dat n.l. „de erfactoren, in de lichaamscellen opgesloten, ons doen denken aan een zak met knikkers van verschillende kleur en grootte, die wel op telkens andere wijze in bepaalde groepen kunnen worden verdeeld, groepen uiterst wisselend in samenstelling, maar alle toch volgens bepaalde wetten uit de bestaande hoeveelheid knikkers gevormd.” Het onbevredigende van de beperktheid der mogelijkheden doet uitzien naar een diepere verklaring. De schrijver wijst daarbij op de ook hem niet bevredigende Mneme-theorie van Semon en ook op de proeven van Tower, die echter m.i.de zeer scherpe daarop uitgeoefende kritiek niet kunnen verdragen. Tevens duidt de schrijver de mogelijkheid aan, dat de hormonen van een organisme een verandering in het genotype zouden kunnen bewerkstelligen. Ik betreur het echter, dat de schrijver niet den nadruk heeft gelegd op de kruising als een mogelijk nog verder strekkende bron van variabiliteit, dan alleen door nieuwe combinatie van genen.

H. N. KOOIMAN

ILTIS, HUGO, 1924. *Gregor Johann Mendel. Leben, Werk und Wirkung*. M. 59 Abb. im Text u. 12 Taf. VIII u. 426 S. Berlin, Julius Springer. \$ 3.60, geb. 4.—

De schrijver, die zich reeds sedert jaren heeft bezig gehouden met het verzamelen van gegevens betreffende Mendel, heeft in dit boek een uitvoerige en afgeronde biographie gegeven, die werkelijk in staat is ons een levendig beeld van Mendels persoonlijkheid te geven. De schrijver heeft hier wel zeer met het materiaal moeten woekeren, want Mendel, die een eenvoudig en gesloten man was, heeft zeer weinig op schrift nagelaten. Het weinige, dat hij gepubliceerd heeft en de brieven

aan Nägeli vormen zijn eenige hybridologische nalatenschap. Ook van zijn particuliere leven is het materiaal niet over-rijk maar van wat er over te vernemen was heeft de schrijver goed gebruik gemaakt en het geheel maakt den indruk, dat de schrijver zich met veel liefde in den persoon van Mendel heeft ingeleefd. Overigens wil ik op dit gedeelte van het boek niet verder ingaan en slechts volstaan met het onder de aandacht van de lezers van *Genetica* te brengen en met de meeste warmte aan te bevelen.

Het tweede gedeelte ligt eenigszins in den lijn van wat de schrijver zich oorspronkelijk had voorgesteld, n.l. om een geschiedenis van het Mendelisme te schrijven. Dit plan is echter voorloopig opgegeven omdat het Mendelisme zich nog in een zoo sterke ontwikkeling bevindt, dat een goed overzicht over de belangrijke lijnen nauwelijks te verkrijgen is. De eerste hoofdstukken, *Die Vorbereitung der Wiederentdeckung* en *Auferstehung* zijn echter wel zuiver historisch. Overigens heeft echter het boek, met zooveel mogelijk in acht neming der historische lijn, min of meer het karakter van een leerboek gekregen. Zeker valt het boek als geheel te prijzen en geeft het over de meeste belangrijke problemen goede overzichten. Zoo b.v. over de erfelijkheid van het geslacht en over de theorie van Morgan, over de beteekenis van het mendelisme voor de ontwikkelingstheorien, de beteekenis voor plantenteelt en fokkerij.

Dat referent het op enkele punten niet met den auteur eens is, is hoofdzakelijk een kwestie van inzicht. Een paar van deze punten wilde ik echter graag even aanstippen. In de eerste plaats spijt het mij, dat de schrijver in het hoofdstuk 'Das Wesen der Erbfaktoren und Ihrer Wirkung' de mendelistische erfelijkheidstheorie als corpusculair voorstelt en de meening van Johannsen, als van minder beteekenis en verwarrend, slechts in een noot geeft. M.i. hebben wij twee theorien naast elkander, een corpusculaire, waarbij het pangeen als eenheid wordt gebruikt en een niet corpusculaire, die de beteekenis der stoflijke dragers der erfelijke eigenschappen buiten beschouwing laat en als eenheid het begrip gen gebruikt. Zoolang niet meer bekend is over den aard der stoflijke dragers der erfelijke eigenschappen lijkt het mij van het grootste belang deze voorstelling niet uit het oog te verliezen.

In de tweede plaats eenige samenhangende opmerkingen betreffen de het evolutievraagstuk. Om te beginnen moet opgemerkt worden, dat de schrijver zich op het standpunt plaatst, dat mutatie bewezen is. Dit

nu is m.i. niet het geval. Het is buitengewoon moeilijk deze kwestie zuiver te behandelen, omdat een zuivere begripsformuleering ontbreekt. Het is dus wel een eerste vereischte dat hierin helderheid en eenheid komt. Bovendien zijn er zoovele complicaties reeds bekend, dat het bewijs van 'mutatie' uiterst moeilijk te leveren is.

Ook waar de schrijver meent, dat „die Konstanz der reinen Linie sich als falsch erwiesen hat” stooten wij op een dergelijke moeilijkheid. De ‚reine Linie’ is een begrip, dat nog geen bewezen stoflijke representanten heeft. Mogelijk zal het Blakeslee gelukken ons die te bezorgen endan eerst zouden wij materiaal bezitten, waaraan mutatie te bewijzen zou zijn. Tot zoolang kan ik echter de conclusie van den schrijver niet als zeker aanvaarden.

Ten slotte de kruisingstheorie. Kerner, die deze theorie in een eenvoudige, niet algemeene vorm opstelde miste de uitgebreide kennis betreffende bastaardeering waarover deze generatie beschikt. Hij miste ook het theoretische gebouw waarover Lotsy beschikte toen deze het probleem van het ontstaan van variabiliteit door zijn kruisingstheorie meende te kunnen verklaren. Voor beiden lijkt mij echter in ieder geval de term ‚Mosaikismus’ ten eenen male een onjuiste weergave hunner voorstellingen. De kruigingstheorie vooronderstelt niet, dat alle variabiliteit het product is van combinatie van bestaande eigenschappen, wel dat deze het gevolg is, op de een of andere wijze, van kruising. Een bewijs daarvoor is zeker wel, dat juist Lotsy geen aanhanger is van de pangenentheorie, maar geneigd is aan de stoflijke dragers der erflijke eigenschappen het karakter van een fysisch-chemisch evenwichtsstelsel toe te kennen, waarin van een pangenenindividualiteit geen sprake is. Het is duidelijk, dat hierbij van Mosaikismus, niet gesproken kan worden.

H. N. KOOIMAN

Current author entries

LIBRARY

RECEIVED

Nov.—DEC 1924

DEEL VI. AFL. 6

# Genetica

Department of Agriculture

Nederlandsch Tijdschrift voor  
Erfelijkheids- en Afstammingsleer

ONDER REDACTIE VAN

DR. J. P. LOTSY



'S-GRAVENHAGE  
MARTINUS NIJHOFF  
1924

# INHOUD

	Blz
THE CYTOLOGY OF THE SUGARCANE, by G. BREMER.	497
DE BETEKENIS VAN HET GESLACHT VOOR DE ERFELIJKHEID VAN DEN HOOFDINDEX, door G. P. FRET	526
DIE GYNANTHERE FORM DES GOLDLACKS UND IHRE VERERBUNG, von M. J. SIRKS	537
BOEKBESPREKING	549
<p>PAUL KAMMERER, The inheritance of acquired characteristics, door H. N. KOOIMAN. — W. J. BAIS en A. W. VERHOEFF, Het verschijnsel der isohaemagglutinatie en de anthropologische beteekenis daarvan, door M. A. VAN HERWERDEN. — W. M. ACH, Hereditary microphthalmia, door P. J. WAARDENBURG. — F. J. DIMITRY, Hereditary ptosis, door P. J. WAARDENBURG. — E. ENGELKING, Über familiäre Polycythämie und die dabei beobachteten Augenveränderungen, door P. J. WAARDENBURG. — R. FRIEDE, Zur Klinik der Megalocornea, door P. J. WAARDENBURG. — R. GREEFF, Flocculi am Pigmentsaum der Iris, P. J. WAARDENBURG. — H. VANDERBILT WÜRDEMANN, Hereditary reversion pigmentation of the eyelids with heterochromia of the iris, door P. J. WAARDENBURG. — HOWEN, Bibliographie van 800 publicaties in the Eugenics Record Office of the Carnegie institute, door P. J. WAARDENBURG. — M. J. KEYS, Le gliome de la rétine, door P. J. WAARDENBURG' — H. LAGRANGE, De l'atrophie optique héréditaire: maladie de Leber, door P. J. WAARDENBURG. — D. M. VAN LONDEN, Familiaire spierdefecten (agenesie) in het gebied der nervi radiales, door P. J. WAARDENBURG. — MOHR, Einseitiger Retinitis pigmentosa, door P. J. WAARDENBURG. — RUMBAUR, Über sternförmige Reste der Pupillarmembran auf der vorderen Linsenkapsel, door P. J. WAARDENBURG. — H. L. STRAAT, Blaue sclerae, fragilitas ossium en otosclerose, door P. J. WAARDENBURG. — C. H. USHER, A pedigree of microphthalmia with myopia and corectopia, door P. J. WAARDENBURG. — A. VOGT, Über geschlechtsgebundene Vererbung von Augenleiden, door P. J. WAARDENBURG. — A. VOGT, Über die pathologisch veränderte Iris, door P. J. WAARDENBURG. — VOSSIUS, Über die Bestsche familiäre Makuladegeneration, door P. J. WAARDENBURG. — WALTER BAER WEILDER, Concerning congenital coloboma of the lens, door P. J. WAARDENBURG. — K. WESSELY, Beiträge zu den Wachstumsbeziehungen zwischen dem Augapfel und seinen Nachbarorganen, door P. J. WAARDENBURG.</p>	
REGISTER	563

## BERICHT

- Dorénavant „Genetica” publiera les *articles originaux* en Allemand, Anglais, Français ou Hollandais, selon le choix des auteurs.
- In future *original articles* for „Genetica” can be written in Dutch, English, French or German according to the preference of the authors.
- Künftighin können, nach Wahl der Autoren, *Originalmitteilungen* in „Genetica” Deutsch, Englisch, Französisch oder Holländisch abgefasst werden.

## THE CYTOLOGY OF THE SUGARCANE

(contribution from the „Proefstation voor de Java-Suikerindustrie”)

by

Dr. G. BREMER

### Second Part

#### A CYTOLOGICAL INVESTIGATION OF SOME CULTIVATED KINDS AND OF THEIR PARENTS

In the first part of the „Cytology of the Sugarcane” (Genetica Vol. V p. 97 and 273) we treated of some species of the genus *Saccharum* and their hybrids. It was shown that the species *Saccharum spontaneum* and *S. officinarum* differ in chromosome number. Four distinctly different individuals of *S. spontaneum* had 56 as the haploid chromosome number, while the very different kinds of *S. officinarum* e. g. *Ardjoeno*, *Green German New Guinea*, *Fidji*, *Batjan* and *Bandjarmassin hitam* had 40 as the haploid number. It was communicated provisionally already, that *Loethers*-cane, which does not tally exactly with *S. officinarum*, possesses approximately 50 chromosomes in the haploid phase. A preliminary investigation showed that *Kassoer*-cane, probably a spontaneous hybrid of *S. officinarum* and *S. spontaneum*, has 68 chromosomes, just as some individuals obtained by crossing purposely these two species with one another. This haploid number was shown to be connected with the chromosome numbers 40 and 56 of the parents. The diploid chromosomenumber of these hybrids, which approximately reaches 136, can be explained only by assuming that, when fertilisation with a male nucleus of *S. spontaneum* (*Glagah*) occurs, the number of chromosomes in the eggcell of the sugar-cane (*S. officinarum*) doubles, so that not 40 but 80 sugarcane-chromosomes meet with 56 *glagah*-chromosomes with which they form the diploid number 136. After reduction, the haploid chromosomenumber 68 then results.

The investigation, reported in the first part, taught us consequently, that *the original forms of Saccharum have different chromosome-numbers*, a fact of importance for the division of that genus into species. It resulted further, that the chromosome numbers of the hybrids between *S. officinarum* and *S. spontaneum* were connected, in a very peculiar way, with the chromosome-numbers of their parents. This latter result consequently opens the way to learn, by means of cytological investigation, something of the way in which the different kinds of sugar cane have descended from these species or, possibly, from others.

In this second part, the cytology of some cultivated kinds of sugarcane shall be considered. Of a number of these the origin is not known with any degree of certainty. Judging by the results described in the first part, it might be assumed that a cytological investigation of them would throw light on their origin. Of those cultivated kinds, the parents of which were known, it was also interesting to learn — in connection with the crossing-problem — how their chromosome numbers were related to those of their parents, if only to test, by means of them, the results at which we had previously arrived.

We will now, first, consider what is known about the origin of some cultivated kinds of sugarcane.

One of the parents of the sugarcane 247 B, obtained by BOURICIUS at some time about 1894, is doubtless the *Fidji*-cane, which 247 B resembles greatly phaenotypically; the other parent is unknown <sup>1)</sup>. The sugarcane 100 POJ has been obtained by WAKKER in 1873 from an inflorescence of *Bandjarmassin hitam* pollinated by the wind.

„As to the father of 100 POJ, we are entirely in the dark, but judging from the sprouting of its cuttings, from the way in which the hairs are arranged on the leafsheaths, from the way in which the internodes colour and from the colour of the leaf-crown it may be assumed, that Loethers-cane was the father” <sup>2)</sup>.

The sugarcanes EK 1—EK 6, inclusive, of which EK 2 is the most important one, have been obtained on the sugar-plantation Gondang Lipoero by E. KARTHAUS from a cross in which *Bandjermassin hitam* acted as the mother and *Fidji* as the father. According to an oral com-

---

<sup>1)</sup> J. JESWIET. De twee belangrijkste zaadrietsoorten van Java, 247 B en 100 POJ. Archief voor de Suikerindustrie in Nederl. Indië 1916 p. 625.

<sup>2)</sup> JESWIET, l. c. p. 631.



munication of Mr. J. R. A. M. SCHMUTZER, the present administrator of that plantation however, KARTHAUS should not have used *Bandjermassin hitam*, but *Lahaina* as the mother. This tallies with the fact that seedlings of *Lahaina*-cane, obtained by the Experimentstation Pasoeroean, show groups of hairs on the bud scales which are typical for the EK numbers mentioned. We must therefore count with the possibility that *Lahaina*-cane was really the mother of these sugarcane-kinds.

Of EK 28, obtained in 1912 by the „Zaadriekwekerij en Zaadriekhandel KARTHAUS Ltd”, the origin is unknown; according to JESWIET it is very probable that one of the parents is EK 2, to which EK 28 shows great similarity, especially in the arrangement of the hairs on the bud scales. It does not appear to be impossible to him, that EK 28 is the result of a cross of 100 POJ with EK 2. With 100 POJ it shows similarity in colour, while it also flowers abundantly and gives a splendid crop.

Of the sugarcane-kinds SW 1—SW 111 of the sugarplantation Sempalwadak, of which SW 3 and SW 111 are the most important ones, as well as of the sugarcane-kinds DI 43—DI 89 of the plantation Demak Idjo, of which DI 52 is a very important one, it is certain that they were obtained by crossing *Black Cheribon* ♀ with *Batjan* ♂.

The cultivated kinds SW3, SW 111, 100 POJ, EK 2 and EK 28 have, so far, been investigated cytologically. Of the cultivated kind DI 52, which did not flower in the Experimentstation in recent years, the chromosome number in the root tips only could be investigated and this does not allow of a very accurate determination.

Of the sugarcane-kind 247-B, we saw already in the first part, that the haploid number was 40. As to the parents of the sugarcane-kinds cultivated, we described in that part: *Fidji*, *Batjan* and *Bandjermassin hitam*. All of these proved to possess 40 chromosomes in the haploid phase. Of *Black Cheribon* we mentioned in that part only that approximately 80 chromosomes were found in the root-tips. As to *Loethers* we communicated in a note, that a preliminary investigation gave 50 as the probable haploid number. The *Lahaina*-cane is not mentioned in the first part.

We consequently give in this part, in connection with the origin of the cultivated sugarcane-kinds, also the results of the cytological investigation of *Black Cheribon*, *Lahaina* and *Loethers*.

*Black Cheribon* can no longer be considered as a kind of practice importance, since the original sugarcane-kinds *Black Cheribon*, *Batjan*, *White Manilla*, *Red German New-Guinea* at the present time occupy much less than 1 % of the total surface of the sugarcane-plantations of Europeans, so that these kinds are now hardly ever cultivated <sup>1)</sup>.

In connection with the fact, that *Loethers* is probably the father of 100 POJ, we add to this part, the investigation of the *Koesoemo*-cane, which has been obtained by Mr. C. E. SELLEGER in 1899 on Tandjoengsarie from the cross *Djamprok*-cane ♀ × *Loethers* ♂. After a certain amount of extension, around 1901, *Loethers*-cane however, has also entirely disappeared from cultivation.

Furthermore the investigation of two seedlings of 100 POJ occurs in this article, in connection with the possibility that 100 POJ may be one of the parents of EK 28.

#### THE PARENT KINDS

**Black Cheribon.** It was shown in the first part that the reduction division in the pollenmothercells of *Saccharum officinarum* frequently takes place in an irregular manner. *This irregular reductiondivision* was there described in detail in the case of *Green German New-Guinea*.

Let us here resume the most important peculiarities of this division, as it is almost always also found in the case of *Black Cheribon*. In the prophase of the division of the pollen-mothercells the pairing of an indeterminate number of chromosomes sets out; or, possibly, these chromosomes have paired temporarily, but afterwards this pairing got lost. Consequently we find in the diakinesis-nuclei besides gemini a number of unpaired chromosomes, which, usually, are arranged in sets of two, frequently parallel with one another. In the metaphase both univalent and bivalent chromosomes occur in the nuclear plates, the univalent ones usually on the circumference, often not quite in the plane of the aequator. During anaphase, the chromosomes derived from

---

<sup>1)</sup> J. VAN HARREVELD. Statistiek van de verbreiding en de productie der rietsoorten in de oogst 1922. Archief voor de suikerindustrie in Ned.-Indië, Jaargang 1923, III p. 241.

the gemini, first move towards the poles. The univalent ones lag behind in the aequator and undergo fission, the much smaller split chromosomes subsequently moving towards the poles also. Because the univalent chromosomes behave in this division exactly in the same way as chromosomes do during somatic karyokinesis, a reduction takes place only in the case of those chromosomes which had formed gemini. As a result of this incomplete reduction-division, a number of chromosomes superior to the haploid number reaches the daughter cells.

In Fig. 1 an anaphase of *Black-Cheribon* is pictured. In the aequatorial plane 7 univalent chromosomes are here seen which have just split; one univalent chromosome, also already clearly split, lies nearer to one of the poles. There are here consequently 8 univalent chromosomes present, all of which have split and which are clearly smaller than the chromosomes at the poles, derived from the gemini.

The number of univalent chromosomes in the pollen-mothercells of *Black Cheribon* is very different in different nuclei. Among a total of 60 observations but one anaphase was found in which no chromosomes had lagged behind. In the 59 other anaphases the number of such varied from 4 to 34.

The univalent chromosomes made the counting of the chromosomes a very difficult task. Anaphases only allowed a correct estimation.

In some such cases 80 chromosomes were with certainty counted. Fig. 2 pictures an anaphase in which in each of the two groups, moving towards the poles, 36 chromosomes were present, while 8 chromosomes lagged behind in the aequator. *Black Cheribon* consequently has 80 chromosomes in the diploid phase.

Not only the heterotype division but the homotype one also of *Black Cheribon* takes place in an irregular manner. During the metaphase of this division a few chromosomes were sometimes seen outside of the aequator, occasionally even near the poles. Here also



FIG. 1.

Anaphase of the heterotype division of *Black-Cheribon* seen from the side  $\times 2300$ .

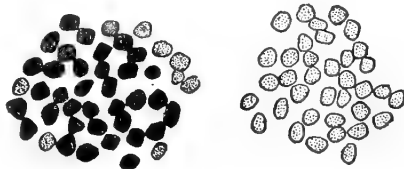


FIG. 2.

Anaphase of the heterotype division of *Black-Cheribon*, viewed from one of the poles  $\times 2300$ .

some chromosomes, lagging behind, were frequently seen in the anaphase-stage. Normal tetrads were always met with.

**Lahaina.** This cane also shows an irregular reduction-division. In the anaphase of the division a smaller number of univalent chromosomes was seen than in the case of *Black Cheribon*. Sometimes such chromosomes were even quite absent, so that the reduction-division was normal. Pollen-mothercells dividing irregularly were however much in the majority. Counts made in anaphase-stages, viewed from one of the poles, showed that 80 is the diploid number of *Lahaina*.

Fig. 3 pictures an anaphase in which 80 chromosomes could be counted. During metaphase 41 and 42 chromosomes were repeatedly counted, which points towards a small number of univalent ones. In the case of this cane also, the pollen-tetrads are formed in the normal way.

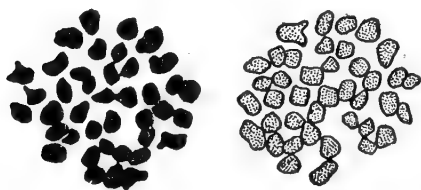


FIG. 3.

Anaphase of the heterotype division of *Lahaina*, seen from one of the poles.  $\times 2300$ .

**Loethers.** Diakinese-stages and metaphase ones did not allow certain counts. Anaphase-stages showed the

diploid number to be 98—99.

Univalent chromosomes were present in variable numbers.

Fig. 4 shows an anaphase in which 99 chromosomes were very clearly



FIG. 4.

Anaphase of the heterotype division of *Loethers*, viewed from one of the poles.  $\times 2300$ .

seen. The upper group contained 48, the lower one 47, while 4 had lagged behind in the aequator. The arrangement in the upper group corresponds clearly with the one in the lower group, but the former contains an additional chromosome, corresponding to an empty spot in the latter. The diploid chromosome number of *Loethers* is consequently higher by 19 than that of the *Saccharum officinarum*-forms.

## THE CULTIVATED KINDS

**SW3.** (Derived from *Bl. Ch*  $\times$  *Batjan*) In some diakinesis-nuclei 40 gemini were seen. Sometimes the reduction-division was perfectly normal, but in the majority of cases a small number of univalent chromosomes occurred. In metaphase sometimes 40 chromosomes could be observed, but in most cases a few chromosomes more could be counted owing to the occurrences of univalent chromosomes besides the bivalent ones.

In several anaphases 80 chromosomes were seen. In fig. 5 an anaphase is pictured with 38 chromosomes in the upper and 42 in the lower group. Probably some chromosomes, still on the aequator, have been pictured in the upper group, because the short distance between them and the latter did not allow me to differentiate them from those of the upper group. The haploid number of *SW3* is consequently 40, the diploid one 80.

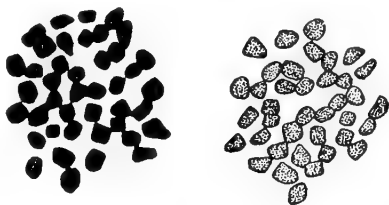


FIG. 5.

**SW 11** (Derived from the same cross as *SW 3*). Metaphase-counts, in the case of this cane, gave sometimes 40 chromosomes, sometimes some more, owing to the presence of univalent

ones. In 7 cases anaphase counts could be made. In five of these 80 chromosomes were counted, while in two cases it was doubtful whether 80 or 81 were present. We may therefore be sure that the haploid number of this cane also is 40, the diploid one 80.

**DI 52** (Derived from *Bl. Ch.*  $\times$  *Batjan*). But a few counts could be made in root-tips as no flowers were available. Because the chromosomes in the roottips are always long and bended and close together, absolutely reliable counts are impossible. The counts showed however that the actual diploid number of *DI 52* can not be far removed from 80.

**100 POJ** (Probably derived from *Bandj. hitam*  $\times$  *Loethers*). Pollen-mothercells of this cane showed in diakinesis a large number of bivalent and a smaller number of univalent chromosomes. Fig. 6 gives an example. At a high focus 4 univalent chromosomes were seen arranged in sets of two; these have been drawn black in the picture. At the

Anaphase of the heterotype division of *SW 3*, viewed from one of the poles.  $\times$  2300.

right side of the figure two univalent chromosomes are seen, lying at

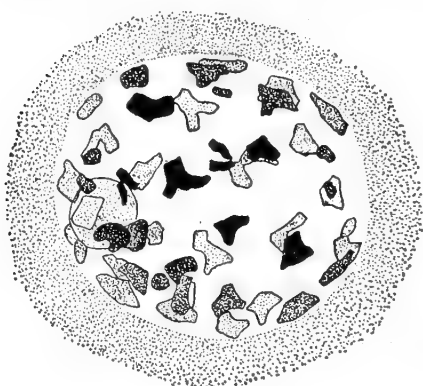


FIG. 6.

Nucleus of a pollenmothercell of *100 POJ* in diakinesis.  $\times 2300$ .

some distance from each other, which have been drawn dark gray. The same can be seen just above the nucleolus. At the top of the figure an additional univalent chromosome (drawn dark gray also) is seen, which lacks a partner. A few other univalent chromosomes, but little conspicuous in the figure, did occur in addition. In this case about 38 bivalent and 13 univalent chromosomes were present, of the latter 10 were more or less conspicuously arranged in sets of two.

In other diakinesis nuclei an approximately equal number of bivalent and univalent chromosomes was seen; all counts pointed towards a diploid number of 88 or 89.

Univalent chromosomes were always present but not always in the



FIG. 7.

Anaphase of the heterotype division of *100 POJ*, viewed from one of the poles.  $\times 2300$ .

same quantity. Fig. 7 pictures a case in which 89 chromosomes could with certainty be counted. The same number was found in other anaphases, but occasionally but 86—88 chromosomes

were visible in less perfect preparations. Doubtless *100 POJ* has in the diploid phase 89 chromosomes, a number which corresponds exactly with the sum of the haploid chromosome-numbers of *Bandjarmassin hitam* (40) and *Loethers* (49). *100 POJ* forms normal pollen-tetrads.

**Koesoema** (Derived from the cross *Djamprok*  $\times$  *Loethers*). *Koesoema* cane always shows very irregular reduction-divisions. Counts in diakinesis nuclei were consequently impossible. Metaphases, viewed from the side, showed the irregularity especially well. Fig. 8 gives an example. In the case of regular divisions the gemini are situated pretty nearly in one plane during metaphase; they are more or less diamond-shaped or stretched lengthwise and laced, because the two

chromosomes into which they will split, have already begun to separate. In the metaphase of *Koesoemo* here pictured however, the chromosomes are not lying in one plane; one meets with smaller, more or less round, univalent, chromosomes, besides larger diamond shaped or elongated, laced, bivalent ones. Some univalent chromosomes are arranged in pairs, they are derived from gemini and have passed already into anaphase; in the case of most of them

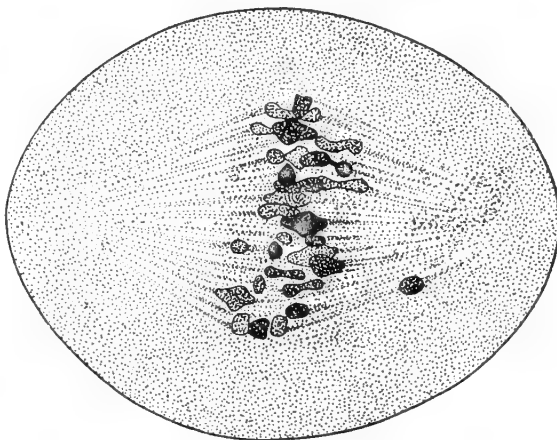


FIG. 8.

Metaphase of the heterotype division of *Koesoemo* viewed from the side.  $\times 2300$ .

this has not occurred, they have reached, as univalent chromosomes, the aequator or are near to it. One chromosome is situated, at a considerable distance from the aequator on the spindle; such a one could be observed on many spindles.

The occurrence of many univalent chromosomes made the counting, even in anaphase, difficult. The chromosomes in the groups moving towards the poles were situated at very different levels. In anaphase 90—93 chromosomes were counted. Fig. 9 pictures a rather clear anaphase in which 93 or, possibly, 92 chromosomes occurred. The diploid number of *Koesoemo* consequently is 92 or 93.

Not only the heterotype division but the homotype one also, shows great irregularities in the case of this cane. The nuclei of the dyads already, are of a deviating type. It is the rule among various kinds of sugarcane that the chromosomes remain more or less distinctly visible in the dyad-nuclei, while in the case of *Koesoemo* but a few threads remain visible and numerous large and smaller nucleoli appear. In the metaphase of the homotype division the chromosomes were not arranged exactly in one plane. Both

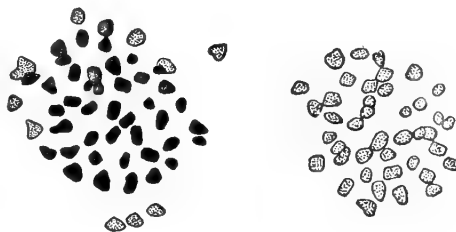


FIG. 9.

Anaphase of the heterotype division of *Koesoemo*, viewed from the side.  $\times 2300$ .

unusually large chromosomes, sometimes very similar to nucleoli, and unusually small chromosomes are present.

Also during the anaphase of this division the difference in size between the chromosomes is very conspicuous. It looks as if a kind of degeneration of the chromosomes sets in. Moreover the anaphase shows that many chromosomes lag behind, such ones being frequently stretched so as to form long strings. It is rather common for large nucleolus-like bodies to appear on the spindle during telophase. In the tetrad-nuclei also often several very large nucleoli are present while such are met with occasionally also in the cytoplasm of the tetrad-cells.

**EK 2** (Derived probably from *Lahaina*  $\times$  *Fidji*) Both entirely regular and irregular divisions of the pollenmothercells were observed in the case of this cane. In several diakinesisnuclei 40 chromosomes, probably all bivalent ones, were seen.

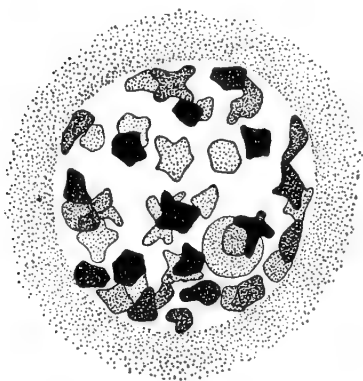


FIG. 10.

Nucleus of a pollenmothercell of *EK 1* in diakinesis.  $\times 2300$ .

Fig. 10 shows a nucleus in which 2 univalent chromosomes occur, the 39 other ones being probably bivalent. The two univalent ones are seen next to one another on the left side of the figure. In the metaphase sometimes 40, sometimes more than 40 chromosomes, were seen, which must be due to the presence of univalent ones. But one anaphase in which the chromosomes could be counted occurred amongst the preparations, it contained 80 chromosomes. The haploid chromosomenumber of *EK 2* is therefore

doubtless 40, the diploid one 80.

**EK 28** (Perhaps derived from *100 POJ*  $\times$  *EK 2*) Preparations were made from flowers of six different inflorescences, all from the garden of the experiment-station: one inflorescence had been gathered in 1920, all the other ones in 1923. The division of the pollenmothercells was always irregular; regular division did not occur.

Fig. 11 pictures a diakinesis-nucleus with, in all probability, 38 bivalent and 4 univalent chromosomes. Two of these univalent chromosomes are seen at the left of the figure, they are drawn a dark gray and are seen close together a little below the middle; one is situated at



the extreme right of the figure and one towards the right above the middle of the figure, this one lies at a lower level.



FIG. 11.

Nucleus of a pollenmothercell of *EK 28* in diakinesis.  $\times 2300$ .

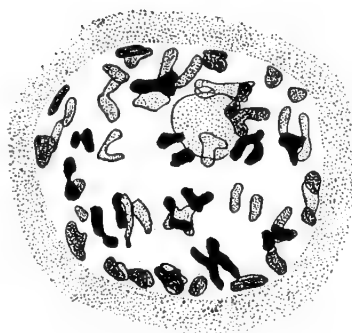


FIG. 12.

Nucleus of a pollenmothercell of *EK 28* in diakinesis.  $\times 2300$ .

Nuclei, like the one pictured, in which a similar large number of bivalent chromosomes was visible occurred but sparingly among the preparations. Usually their number was smaller. Counts were possible in the case of several diakinesis-nuclei and these always pointed towards approximately 80 as the diploid number.

In metaphases of the heterotype division, viewed from the side, the univalent chromosomes could always be easily distinguished from the bivalent ones by their form as well as by their size. That in the case of *EK 28* also, irregular reduction can occur in embryosac-mother cells is shown by fig. 14.

The smaller, approximately round, univalent, chromosomes are very distinct from the larger, elongated, laced or diamond-shaped, bivalent ones.



FIG. 13.

In the anaphases univalent chromosomes were always seen, often in large numbers. Several times 79—80 chromosomes were seen in this stage.

Fig. 13 pictures an anaphase in which 80 chromosomes are clearly

seen. In each of the two groups moving towards the poles, 33 chromosomes are present, while 14 are seen on the equator.

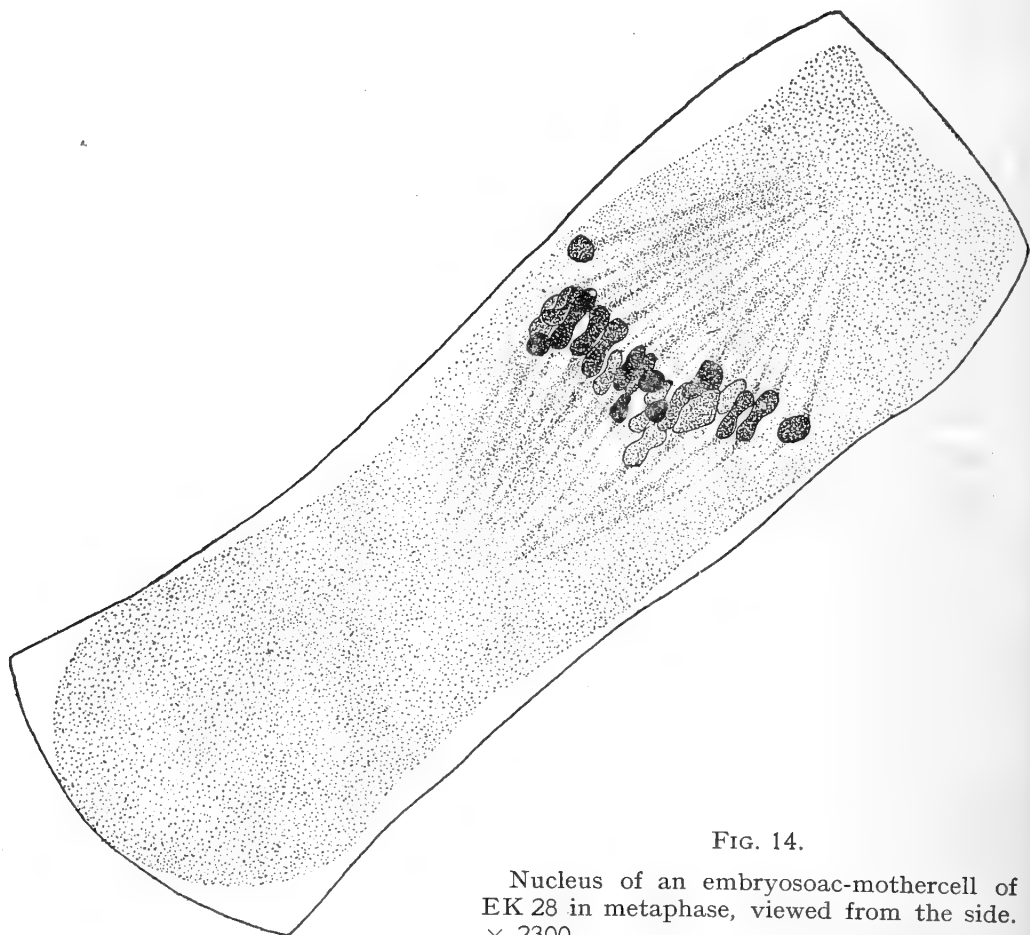


FIG. 14.

Nucleus of an embryo sac-mothercell of EK 28 in metaphase, viewed from the side.  
× 2300.

Doubtless the diploid number of *EK 28* is 80.

In the preparations of one inflorescence, nearly all divisions show a considerable larger number of univalent chromosomes than occur in the preparations of the other inflorescences. Fig. 12 pictures a diakinesis-nucleus from a flower of this inflorescence. The univalent chromosomes are, almost without exception, arranged in sets of two; the chromosomes of one set often are arranged approximately parallel to one another, but are not united to a pair. Gemini are also present, but are less conspicuous. About 42 univalent and 19 bivalent chromosomes could be counted in this nucleus, which again points towards 80 as the diploid number. Nuclei like the one pictured in fig. 12 were very common in these preparations.

The irregular division was especially apparent in the anaphase, because a large number of univalent chromosomes lagged behind on the spindle. Fig. 15 pictures this.

At the poles two small groups of chromosomes are seen, almost in telophase; already the outer rows only are still distinctly a part. Between these two groups a large number of chromosomes are scattered over the whole spindle.

The chromosomes, visible at a very low focus, have not been drawn, so as not to make the picture too complicated. The chromosomes at the poles have been derived from gemini, those on the spindle are all univalent, part of them has already split up into much smaller ones, some of them show the beginning of splitting.

The, as yet, unsplit univalent chromosomes correspond in size with the chromosomes derived from gemini.

Anaphases as the one here pictured, formed the rule in these preparations. A similar division is a reduction-division, only in regard to a rather small number of chromosomes, a somatic division in regard to the largest number of them, in which halves of unpaired chromosomes move towards the poles. In the case of a real reduction-division the chromosomes reach the poles in haploid number, in a case like this, in a number closer to the diploid than to the haploid one.

In homotype divisions also very great irregularities were observed. Exact counts were not possible, but it was very clear that many more than 40 chromosomes were present in the nuclear plates. Halves of univalent chromosomes, besides chromosomes derived from gemini, must occur in the nuclear plates. One might now assume, that the halves of those chromosomes, which had not paired in the heterotype division, had subsequently formed pairs in the homotype division. In that case the chromosome-reduction, would, in regard to a large part of the chromosomes, have been passed from the heterotype division to the homotype one. Such however is not the case, for, if it were so, 40 chro-

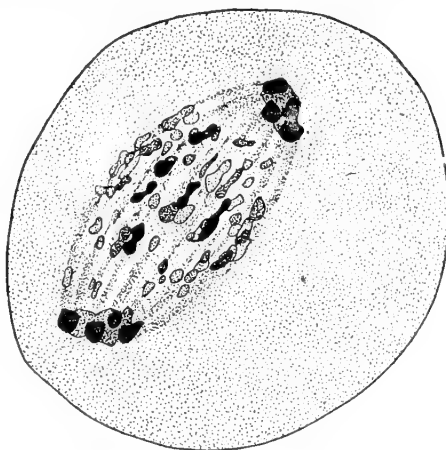


FIG. 15.

Anaphase of the heterotype division of EK 28, viewed from the side.  $\times 2300$ .

matine-elements should be present in the nuclear plates of the homotype division, while in fact there is always a distinctly larger number. The halves of the univalent chromosomes consequently occur in a unpaired condition in these nuclear plates.

Views of nuclear plates from the side, showed that in the homotype-division also, the chromosomes were far from accurately lying in the aequator. Many chromosomes were seen outside of the aequator on the spindles. The anaphase also showed the irregularity of the homotype division clearly. In many cases chromosomes lagged behind on the aequator. In one anaphase, viewed from one of the poles, approximately 80 chromosomes could be counted, these were partly situated in the groups moving towards the poles, while others were still on the aequator. In anaphases, viewed from the side, very small chromosomes were frequently seen on the spindles, while larger ones were present in the groups near the poles.

To me it does not appear to be improbable that the chromosomes which had formed gemini in the heterotype division, proceed to split in the homotype division and that subsequently the smaller chromosomes, arisen by fission of univalent ones, split again in the homotype division, or possibly, are segmented as a consequence of which very small chromosomes arise which reach the poles some time after the other chromosomes have reached them already. Possibly not all chromosomes arisen by fission of univalent ones, split again in the homotype division, because in this division the number of chromosomes lagging behind was always smaller than in the heterotype division. They were probably distributed unsplit over the poles, according to chance.

Occasionally small quantities of chromatine could still be observed on the spindles, after the new cellwalls in the spindles and the daughter-nuclei also had already been formed. A few chromosomes consequently got probably lost in the cytoplasm. In the same preparations of the inflorescence, in which such an unusual large number of univalent chromosomes was present in the nuclei of the pollen-mother-cells, the division could—although not in the majority of cases—take place in a still more irregular way. Dyads namely did occur, which showed a large nucleus in the one and a small nucleus in the other cell. Many dyads were even met with in which the one cell contained a very large nucleus, the other none at all. Such a case

is pictured in fig. 16. The occurrence of such dyads was strange because during the anaphase of the heterotype division the chromosomes are always pretty equally distributed over both poles. It was shown that this strange phenomenon was caused by the fact, that at the time when the transition wall between the two dyad-cells had already begun to form, the nuclei sometimes formed a string-like connection. It appeared, that in such cases the content of the one nucleus passed into the other one. Such a nuclear fusion is seen in fig. 17.

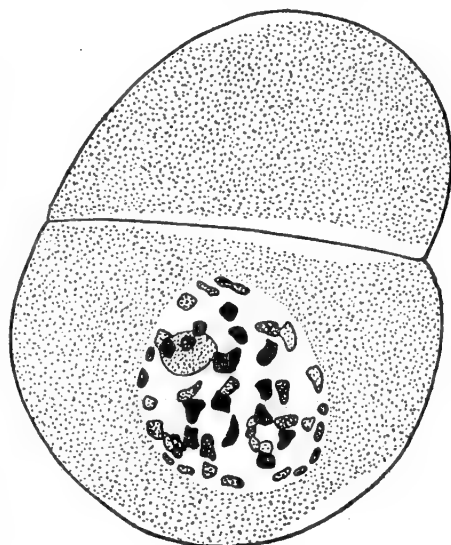


FIG. 16.  
Abnormal pollen-dyad of *EK 28*.  $\times 2000$ .

In the dyad, figured in fig. 16, the difference in size between the cell which contains a nucleus and the one which does not, is but small; sometimes the cell without a nucleus is very much smaller than the other one. As a consequence of the formation of these abnormal dyads, a very abnormal homotype division took place. Sometimes the two nuclear plates were, in the metaphase of this division, very unequal in circumference, because the one plate contained a very large, the other a very small number of chromosomes; in other cases a very large nuclear plate was present in the one cell, while the other one did not contain any at all. Some tetrads showed in two cells a large nucleus, in the other two a very small one or none at all. Fig. 18 pictures the latter case alongside with a normal tetrad.

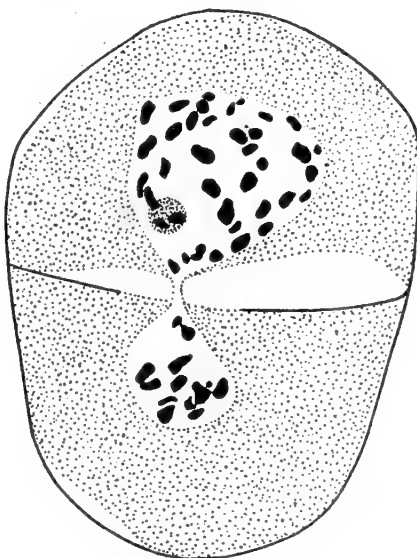


FIG. 17.  
Nuclear fusion in a pollen-dyad of *EK 28*.  $\times 2000$ .

Finally „tetrads” in which three cells only had been formed occurred, of which only two cells contained a nucleus.

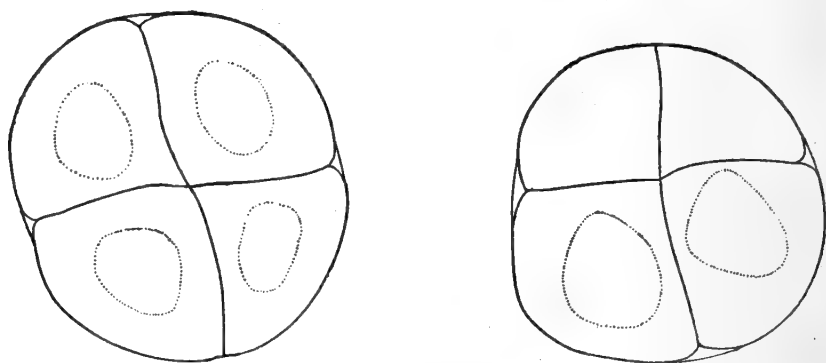


FIG. 18. Normal and abnormal pollen-tetrads of EK 28.  $\times 1400$ .

As a consequence of the setting out of the pairing of a large number of chromosomes in the prophase of the division of the pollenmother-cells, as occasionally occurs in the case of *EK 28*, there results therefore a very incomplete chromosome-reduction, moreover the cell-division itself can become so abnormal that no normal pollen is formed.

#### DISCUSSION OF THE RESULTS OF THIS INVESTIGATION

It was shown that the original sugarcane kinds *Black Cheribon* and *Lahaina* possessed 40 chromosomes in the haploid and 80 in the diploid phase, just as the other typical representatives of the species *Saccharum officinarum*, such as *Ardjoeno*, *Green German New Guinea*, *Fidji*, *Batjan* and *Bandjarmassin hitam*.

*Loethers*-cane has a diploid number of 99 and consequently deviates considerably in chromosome-number from *Saccharum officinarum*. JESWIET also considers *Loethers* to differ in habit from *S. officinarum*. Selffertilised *Loethers* gave plantlets which are very small, have very thin stems, hoary leaves and are very different generally from all *Saccharum*-species known to us. One of these plantlets 242 B 26 showed great deviations in cytology also <sup>1)</sup>.

<sup>1)</sup> 242 B 26 shows very great deviations in the structure of its flowers. In one of these flowers for instance 5 anthers and 2 ovaries were found. Both the two ovaries and the ovules had an abnormal shape. In one of these ovaries an ovule with 2 embryosac mothercells occurred. The anthers in all flowers were abnormal. In stead of consisting of 4 cell-layers the wall of the loculi consisted of 5 or 6 layers. A normal tapetum could not be found. The pollen-mothercells degenerated during synapsis, so that no pollen could be formed.

Doubtless *Loethers* is a cane of very pronounced hybrid nature, probably a hybrid between *Saccharum officinarum* with an unknown cane with another chromosome-number.

The cane-kinds *SW 3* and *SW III* arisen from the cross of *Black Cheribon* with *Batjan* — both parents having 40 chromosomes in the haploid phase — possess also 40 chromosomes in the haploid and 80 in the diploid phase. *DI 52*, derived from the same parents, has a diploid chromosomenumber closely approaching 80. As *SW 3* and *SW III* have exactly 80 chromosomes, this number is probably the correct one of *DI 52* also.

*EK 2* has 40 chromosomes in the haploid, 80 in the diploid phase. Of this cane *Fidji* is the father, while it is not known whether *Bandjarmasin hitam* or *Lahaina* is the mother: In as much as both of these latter canes have 40 chromosomes, the parentage can not be determined by means of cytological investigation.

*100 POJ* possesses 89 chromosomes in the diploid phase, a number equalling the sum of the haploid chromosomenumbers 40 of *Bandjarmasin hitam* and 99 of *Loether's* cane. The suspicion that *Loethers* has been the father of *100 POJ* is therefore much strengthened by this cytological investigation.

*Koesoemo*-cane derived from the cross *Djamprok*  $\times$  *Loethers* has 93 chromosomes in the diploid phase. Here also therefore, the chromosome-number deviates distinctly from the hybrids between different kinds of *Saccharum officinarum* which possess 80 chromosomes. It is curious that *Koesoemo* contains 4 chromosomes more than *100 POJ*. The possibility exists that *Djamprok*-cane — which is no longer known to us — has had a little more than 40 chromosomes, but it appears to me more probable that these 4 chromosomes are derived from *Loethers*, because hybrids between species with different chromosome-numbers often form gametes with unequal numbers of chromosomes. It is therefore not at all impossible that in the formation of *100 POJ* a male nucleus of *Loethers* with 49 chromosomes took part, while *Koesoemo* arose by the fertilisation of an eggcell of *Djamprok* by a male *Loethers*-nucleus with 53 chromosomes.

*EK 28*. A cytological investigation of this form was of special interest because its origin was not with certainty known. One of the suppositions was that *EK 28* had arisen from the cross *100 POJ*  $\times$  *EK 2*. Now *100 POJ* contains, as was stated above, not 80, but 89 chromoso-

mes in the diploid phase. If the investigation should show that *EK 28* possessed some chromosomes more than 80, such would have been an indication that *100 POJ* or any other kind with more than 40 chromosomes in the haploid phase had been one of the parents. It turned out however that the chromosomenumber of *EK 28* was but 80. It was therefore of importance to find out how derivatives of *100 POJ* behave in this respect; whether they have a chromosome number which shows a clear connection with the larger number of the mother or not.

Unfortunately no seedlings of a cross of *190 POJ* with one of the forms of *Saccharum officinarum* were present. I had therefore to resort to *G 92*, an individual, arisen from the cross *100 POJ*  $\times$  *Glagahalas Troeno* (*Saccharum spontaneum*) while I investigated also *2364 POJ*, a hybrid of *100 POJ*  $\times$  *Kassoer* (*S. officinarum*  $\times$  *spontaneum*).

It was shown already in the first part that hybrids of *S. officinarum*  $\times$  *S. spontaneum* have 136 as the diploid chromosome-number. After the publication of this first part, I have investigated still several other hybrids of this kind, and found that the diploid chromosomenumber really is 136.

In the next publication the results of this investigation will be described. This number 136 could be explained by the assumption that, at the time of fertilisation the 40 chromosomes in the eggcell of the sugarcane (*S. officinarum*) have become doubled in number, so that 80 chromosomes of the sugarcane meet 56 chromosomes of glagah (*S. spontaneum*).

Fig. 19 pictures an anaphase of *G 92* in which 139 chromosomes were counted; another anaphase of this cane showed the same number. It

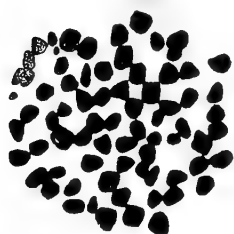


FIG. 19.

Anaphase of the heterotype division of *G 92*, viewed from one of the poles.  $\times$  2300.

follows that in the case of *190 POJ* also doubling of the chromosomes has occurred at the fertilisation by a male glagah (*S. spontaneum*) nucleus.

It follows also that in the case of *G 92* there are some chromosomes more present than in the case of crosses between *S. officinarum* and *S. spontaneum*. As *Glagah alas*



*Troeno* (a form of *S. spontaneum*) has a very regular reduction-division, and 56 chromosomes in the haploid phase, these additional chromosomes must doubtless have been derived from *100 POJ*.

The cytological investigation of *G 92* showed furthermore that very frequently great abnormalities in microsporogenesis occur in this cane. Although some flowers showed almost normal divisions, this was not so in most cases. Rather frequently pollen-mothercells were found, which were much larger than the normal ones and contained 2 or 3 nuclei. When passing into metaphase these nuclei formed one large common spindle with very many chromosomes. The dyad-cells formed from such pollen-mothercells, were also much larger than the normal dyads and contained larger nuclei. It was found also, that a normal homotype division did not occur as a rule in the case of *G 92*, tetrads were usually not formed.

The investigation of the pollen, which always took place in connection with the crosses to be made revealed a great sterility in the case of *G 92*. Of the anthers 80 % remained closed. Those which opened gave but little pollen, 50 % of which, moreover, contained starch. Crosses of *S. officinarum*  $\times$  *S. spontaneum* are almost without exception rather fertile and show a normal reduction-division. It is therefore not improbable that the irregular reduction division of *G 92* and its poor fertility is due to its descent from *Loethers* (via *100 POJ*).

*2364 POJ*. Fig. 20 pictures an anaphase of this cane in which 148 chromosomes were counted, while the same number was found in another anaphase. An equal diploid number I found in the case of some individuals from the cross *Black Cheribon*  $\times$  *Kassoer* (*S. officinarum*  $\times$  *spontaneum*). In this cross also the number of chromosomes of *Black Cheribon* must have doubled, so

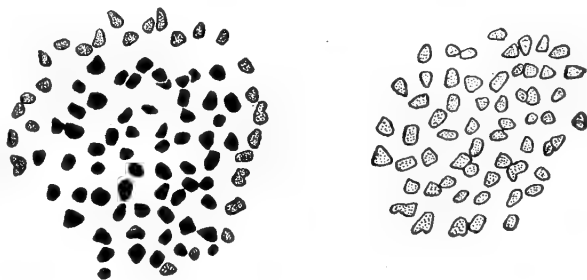


FIG. 20.

Anaphase of the heterotype division of *2364 POJ*, viewed from one of the poles.  $\times 2300$ .

that 80 *Black Cheribon* chromosomes have associated with 68 *Kassoer*-chromosomes, giving individuals with 148 chromosomes in the diploid phase. *2364 POJ* has arisen from the cross of *100 POJ* (possessing in the diploid phase 9 chromosomes more than *Black Cheribon*)  $\times$  *Kassoer*

with 68 chromosomes in the haploid phase. All the same, 2364 *POJ* possesses the same number of chromosomes as the *Cheribon-Kassoer* hybrids.

It is therefore not impossible, that 2364 *POJ* has arisen from the fertilisation of an eggcell of 100 *POJ* which contained 40 chromosomes. The eggcell which, after fertilisation, produced *G 92* must however have possessed more than 40 chromosomes. Probably therefore — as in the case of other hybrids between species differing in chromosome-number — chromosomes are eliminated in unequal numbers in the reduction-division of the megaspore-mothercells of 100 *POJ*, so that egg-cells with different chromosome-numbers are formed.

In the case of *EK 28* we must therefore also count with the possibility that this cane may have originated from the fertilisation of an egg-cell of 100 *POJ* with 40 chromosomes by a sperm-nucleus of *EK 2* with an equal number of chromosomes; but the cytology gives no certain answer to the question whether *EK 28* has been derived from 100 *POJ* or not.

At the utmost we might consider the great irregularity in the reduction-division as a slight indication of such an origin, because the descendants of *Loethers* (one of which is 100 *POJ*) show many irregularities in the reduction-division, but other kinds of cane show this also.

#### THE FERTILITY OF THE INFLORESCENCES OF SUGARCANE

In the first part attention was fixed already on the frequency of irregularities in the reduction-division of the sugarcane and all kinds of sugarcane described in this part showed these irregularities. In the first part we also pointed out the possibility of a connection between the course of the reduction-division and fertility. As an example we mentioned, that *Ardjoeno-cane* which is rather fertile in the male line usually shows a complete reduction-division, while in the case of *Bandjermasin hitam*, on the contrary, which possesses incomplete reduction-division only, the pollenformation is very poor, while that, which is formed, is moreover but slightly fertile. To the existence or non-existence of a connection between the way in which the reduction-division occurs and the degree of fertility one can however conclude only after having made a large number of observations running over

different years, as the pollen-fertility of certain kinds of sugarcane can be very different in different years.

The investigation of the last years has made the existence of such a connection more probable.

The experimentstation gathered seed in 1920, which had been formed on 3 self-fertilised inflorescences of *Ardjoeno*, which had grown up at Kepandjen near Malang <sup>1)</sup>. The seed of each of these inflorescences, gave a large number of plantlets. Five hundred of these — a comparatively small part of the total number obtained — were planted out in the experiment-garden.

These *Ardjoeno*-inflorescences were consequently highly fertile.

In 1923 one *Ardjoeno*-inflorescence was selfed in our garden at Pasoeroean; no seedlings could be obtained from it.

For the cytological investigation of *Ardjoeno*, the results of which have been described in the first part, an inflorescence was used, which also had been gathered in 1920 in Kepandjen. Most of the pollen-mothercells in this inflorescence showed a complete reduction-division. On the contrary two inflorescences of *Ardjoeno*, gathered in 1923 at Pasoeroean, showed almost in all cases an incomplete reduction-division.

Of 50 anaphases from the preparations of the material of Boemiajoe near Kepandjen 27 showed no chromosomes lagging behind. In more than one half of the divisions consequently the reduction had been complete. In the 23 other anaphases a total of 82 chromosomes lagging behind was counted. In preparations of the material of Pasoeroean 40 anaphases could be examined. In one anaphase only a complete reduction-division was found, in the 39 other ones 206 chromosomes lagged behind.

EK 28 showed in all inflorescences examined, a very incomplete reduction-division. Pollenmothercells which in the prophase of the division showed no univalent chromosomes, did not occur at all. The univalent chromosomes were always numerous; in the case of one inflorescence the majority of chromosomes had, even, as a rule, remained univalent.

---

<sup>1)</sup> This plantation lies at an altitude of approximately 310 M. above sea-level, on good soil in a climate with more rain than Passoeroean, where moreover the soil is a very heavy clay.

The consequence of chromosomes remaining univalent is — as was pointed out already — that the nuclei of the dyads are formed by numbers of chromosomes far superior to the haploid number.

In the homotype division these abnormally high chromosomenumbers are not reduced to the normal number. It appears that the chromosomes, arisen in the heterotype division by fission of univalent chromosomes, are in part distributed in the homotype division over the poles, according to chance, while the rest splits longitudinally. Moreover sometimes not all chromosomes are taken in by the tetrad-nuclei. In these nuclei we will therefore, in exceptional cases only, meet with numbers of chromosomes corresponding to the normal haploid number. It is moreover almost unthinkable that the combination of chromosomes entering them should correspond to the combination present in a normal set of chromosomes. The chance is infinitely greater, that some chromosomes, essential for the normal development of the pollen-grain or for the fertility of the sperm nucleus, will lack in such sets, while other chromosomes will be overcomplete. Speaking theoretically the chance is great, that after such an abnormal reduction-division, none or but few fertile pollengrains will be formed.

The investigation of *EK 28* showed moreover, that when very many univalent chromosomes are present in the pollen-mothercells, complete or incomplete fusion of the dyad-nuclei can take place. This results in the formation of dyadcells without nuclei; of such with nuclei which contain a number of chromosomes far inferior to the haploid number; of others with abnormally high chromosome-numbers, which frequently surpass even the diploid number. Subsequently there arise tetradcells without nuclei, tetradcells with a very small number of chromosomes and such with very many chromosomes in entirely abnormal combination. It is hardly necessary to state that the chance of the formation of normal nuclei is very small under these circumstances.

Three of the five *EK 28*-inflorescences, which I had chosen in 1923 for cytological investigation, came from a plot of cane which had grown well. The inflorescence which so frequently showed nuclear fusion in the dyads also came from this lot. From the same plot 8 inflorescences were selfed — for future hybridisation-experiments — 5 of them gave no seedlings at all, one gave two seedlings and 2 one seedling each. This of course points towards an extremely poor fertility of these inflorescences. Yet it is known, that *EK 28* sometimes gives many

seedlings after selfing, while its use as the male parent in hybridisation is frequently quite successful. These facts show that in certain conditions *EK 28* can be satisfactorily fertile, so that it was worth while to examine, whether *EK 28* shows in certain inflorescences a more regular reduction division, with which a greater fertility is likely to be coupled.

In the two cases examined, as well in that of *Ardjoeno* as in that of *EK 28*, irregular reduction-division was coupled with sterility. In the case of *Ardjoeno* we saw that regular reduction division resulted in fertility. On theoretical grounds it is therefore probable that a connection between the course of the reduction division and fertility does exist; observations in the field point the same way.

All individuals examined, arisen from crosses of different kinds of sugarcane with one another: *247 B*, *SW 3*, *SW III* and *EK 2*, have exactly 80 chromosomes in the diploid phase. None of these shows even the slightest deviation of this number. All original sugarcane kinds of which it is probable that they arose, in part at least, by spontaneous crossing or by self-fertilisation from other kinds of *Saccharum officinarum*, also possess 80 chromosomes. Probably the gametes, which contributed to the formation of these kinds, have therefore had 40 chromosomes each. The diploid chromosome number 136 of the crosses *S. officinarum*  $\times$  *spontaneum* can also be best explained by assuming that the eggcells of *S. officinarum* which contributed to the formation of these crosses, always contained 40 chromosomes<sup>1</sup>). All this points towards fertility of those gametes of *S. officinarum* with 40 chromosomes and to infertility — as a rule — of those having another chromosome-number.

This also, it seems to me, makes a relation between the course of the reduction-division and fertility probable, but more observations are required to establish such a relation with certainty.

As to *Lahaina*, it should still be pointed out, that this cane which is absolutely sterile in the male line, showed a reduction division, which, it is true, was slightly irregular in the majority of cases, but that pollen-mothercells, showing a complete reduction-division, were by no means rare. The fact that this cane is sterile in the male line, while nor-

---

<sup>1</sup>) In the megaspore-mothercells of sugarcane I could also occasionally see an irregular reduction-division.

mal reduction division does occur in it, seems to be contrary to the view that there should exist a relation between male sterility and irregular reduction-division. This need not be however. It is almost certain, that sterility in the case of sugarcane can, as in the case of other plants, have different causes. We also see the first appearances of sterility arise at different times in the development of the inflorescence. We know kinds of sugarcane, which never form inflorescences and as a consequence are absolutely sterile; others are sterile because in the spikelets of the inflorescences no or rudimentary sexual organs only are formed; sometimes these are so abnormal that the formation of sporogenous cells sets out; it may also happen that pollen-mothercells are formed, but that these degenerate at an early age; sometimes pollen dyads only are formed and, through rounding off of these, pollengrains, which prove to be sterile; in other cases approximately normal tetrad-cells arise, but the pollen becomes sterile and the anthers do not open; while finally there are kinds which sometimes form fertile, sometimes sterile pollen and which sometimes show a regular, sometimes an irregular chromosome-reduction.

This last category puts the question how it is that the reduction-division sometimes runs a perfectly regular, sometimes a quite irregular course. The answer is, that external conditions have a great influence on the reduction division. The factor of which we must think first and which probably has a very unfavorable influence, is dryness. During and shortly before the time of flowering of the sugarcane, rather long periods of dryness are apt to occur in the coastal region of East-Java.

These can have such a retarding influence that the inflorescences of the sugarcane are not able to push aside the leaf-sheaths which surround them; it may also occur that in the case of canes which under normal conditions are satisfactorily fertile in the male line, the inflorescence puts in an apparently normal appearance, but that the anthers remain closed. These however are extreme cases, which occur only in times of exceptional drought.

It was said, in the first communication, that *Green German New Guinea* cane almost always showed an irregular reduction division. In some preparations even a completely abnormal division was seen, such a one as ROSENBERG has named a „halbheterotypische Teilung“. All the material of *G. D. N. G.* had been collected during the drought of

1919. The inflorescences, which flowered in this plot of cane, showed in addition to many brownred dehiscing anthers, a rather large number of yellow ones which remained closed. Some inflorescences were used to study the development of the seed and of the embryo. But very few embryo's had been formed, many embryosacks were present in which, a number of days after flowering, no trace of an embryo could be detected. In one of the inflorescences, which was carefully examined but a very small number of seeds was found. It was curious that nearly all of these occurred on one axis of the inflorescence.

*Ardjoeno* showed in the climate of Kepandjen (Boemiajoe), which is moister and cooler than that of Pasoeroean, a regular reduction division and high fertility, on the contrary however, during a period of drought in the warm coast-climate of Pasoeroean, irregular reduction division and sterility. It is probably, that the drought, possible also the mean high temperature, influenced the metabolism of the sporogenous cells to such an extent that a normal karyokinesis, sometimes even a normal cell division, could not take place. Many such cases are known in the literature.

TISCHLER devotes in his „Allgemeine Pflanzenkaryologie” <sup>1)</sup> a long chapter to irregular cell- and nucleus-divisions. He begins by saying: „Es wird nicht verwundern, dass der komplizierte Ablauf der mitotischen Teilungen gestört werden kann, wenn die Aussenfaktoren in einem dafür ungünstigen Sinne geändert werden können.”

Wounds, extreme temperatures and narcotics, such as chloral, ether and chloroform, can act in a disturbing way on cell-divisions, just as certain cell-poisons such as lithiumchloride, chininesulfate, coppersulfate, phenol and strychnine. TISCHLER remarks: „Alle Autoren sind sich darüber einig, dass die sporogenen Zellen besonders empfindlich gegen derlei Eingriffe sind <sup>2)</sup>).

NEMEČ found, that treatment with chloroform gave rise to all kind of irregularities in the divisions of the pollenmothercells of *Larix decidua*; divisions begun as heterotype ones, occasionally changing to such of a somatic type.

SAKAMURA induced pollen-mothercells of *Vicia faba*, the gardenbean,

---

<sup>1)</sup> Handbuch der Pflanzenanatomie Bd. II. G. TISCHLER, Allgemeine Pflanzenkaryologie p. 425. Berlin Bornträger 1921—22.

<sup>2)</sup> ibid p. 427.

to divide irregularly by the application of chloral. KOERNICKE submitted flowerbuds of *Lilium martagon* to radium-radiation and so obtained an irregular division of the pollen mothercells.

All these agents impeach the metabolism of the cells and have a laming effect on the activity of the cytoplasm, which hinders a normal celldivision.

In the case of many hybrids, an abnormal division of the pollen-mothercells has been found, in the first place among such hybrids as arose from crosses of species with different chromosome-numbers, but also in hybrids the parents of which had an equal number of chromosomes. Such hybrids are frequently sterile.

We also know however sterile hybrids in which the reduction-division takes a perfectly normal course. The influences which cause pollensterility, in such cases, probably begin to act only after the completion of the tetrad-division.

It is a curious fact that many hybrids show approximately normal divisions besides very irregular ones. JUEL found in the case of *Syringa chinensis*, probably a hybrid of *S. vulgaris* × *S. persica*, very irregular divisions. TISCHLER found these also, but in his material normal divisions occurred in a pretty considerable percentage. Yet, both in the material of JUEL and in that of TISCHLER, the pollengrains were sterile. Their sterility can consequently not be explained by the irregular division.

E. BORGSTAM<sup>1)</sup> found in the case of this lilac normal division of the pollenmothercells, but showed that lowering of the temperature caused similar abnormalities as those observed by JUEL and TISCHLER.

Not an, artificially caused, unfavorable factor, but a purely natural one, a lowering of the temperature, has consequently here caused an irregular division. Similar other cases are known: BEER found irregular reduction-division in the case of *Oenothera biennis* only, when the material had been gathered late in the year. CANNON found the same in the cotton hybrid *Gossypium Barbadense* × *G. herbaceum*.

Bulbgrowers expose the harvested hyacinthbulbs in which the inflorescence has already been formed, during a certain time, to temperatures of 75—80° Fahrenheit, in the bulbhouses.

<sup>1)</sup> E. BORGSTAM. Zur Zytologie der Gattung *Syringa* nebst Erörterungen ueber den Einfluss äusserer Factoren auf die Keimungsvorgänge. Archiv. f. Bot. 1922. Ref. Bot. CB.: N. F. Bd. II, p. 289.



Dr. DE MOL <sup>1)</sup> found that this treatment causes in certain races of hyacinth abnormalities in the pollen, which do not occur in bulbs, not exposed to those high temperatures. As a consequence of these high temperatures there arose, besides normal pollengrains, fertile and sterile ones, which possessed 4, sometimes even 5—8 nuclei of the shape of vegetative nuclei. Besides these, very large pollengrains occurred with a vegetative and a generative nucleus, both much larger than those of normal fertile pollengrains. While the normal haploid chromosome-number is 8, a number which he found also in the multinuclear pollen, he found in the division-figures of the very large pollengrains more than 10 chromosomes. He says, perhaps a little prematurely, :

„I conclude from these observations, that the large, globular pollen-grains are diploid, that therefore their vegetative and generative nuclei are composed, just as the nuclei of the somatic cells of these varieties, of 16 chromosomes, 8 of which are long, 4 of which are of medium size and 4 of which are small” <sup>2)</sup>. He thinks it probable, that also in the case of the plants treated in an abnormal manner, a normal division of the pollen-mothercells has occurred and that this has given rise to the formation of normal tetrads with a haploid chromosome-number. Only after the pollengrains had been formed, stimuli should have acted, which cause the origin of an abnormal number of nuclei or of nuclei abnormal in size in them. Confirmation of this supposition, based on extensive cytological researches, both in the case of plants treated normally and abnormally, is decidedly necessary. It is however certainly curious, that the cross of normally treated plants of one race with plants of another race which had been exposed to a high temperature, the latter serving as father in the cross, gave rise, besides to a large number of diploid plants, to some triploid ones. Such did not occur in the case of a cross between parents, both of which had been treated normally. The researches of Dr. DE MOL consequently prove that high temperatures can have a great influence on the pollen-formation.

ERNST expresses in his book „Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich” the opinion that hybridity should be the

---

<sup>1)</sup> Dr. W. E. DE MOL. Duplication of generative nuclei by means of physiological stimuli and its significance. *Genetica* V. 1923 p. 226.

<sup>2)</sup> *ibid.* p. 238.

cause of the irregular division of pollen-mothercells, as well as of the occurrence of apogamy and parthenocarpy.

TISCHLER points out, that in the case of genuine species also, abnormal tetrad-formation is frequently found, giving rise to „tetrads” with more than 4 cells. Irregular division therefore need not be due to hybridity. TISCHLER further expresses himself as follows: „Wir werden also sicherlich recht vorsichtig sein müssen, wenn wir die morphologisch beobachtete Sterilität physiologisch deuten wollen. Das Gemeinsame bei der Auslösung unregelmässiger Kernteilung während der Entwicklung des Pollens oder der Embryosäcke, ist der gestörte, gelähmte, Stoffwechsel. Bastardnatur ist aber nur einer der Faktoren, die solches auszulösen vermögen<sup>1)</sup>. TISCHLER is therefore of opinion that hybridity, besides other factors, can be the cause of irregular division.

Our sugarcane-kinds, the original ones as well as those which have been obtained by crossing, are all highly heterozygous. It is therefore probable, that the hybrid nature of the sugarcane plays also a great role in the frequent occurrence of irregular division of the sporogenous cells. It appears to me that unfavorable circumstances, such as drought, difficulty of nourishment as a consequence of the bad condition of the rootsystem, perhaps also a mean high temperature, must be the direct causes, which have a laming influence on the metabolism of the sporogenous cells. Their hybrid nature will further the unfavorable action of these factors, so that very easily serious disturbances will occur in the division of the pollen-mothercells of the sugarcane.

As a consequence of irregular division, the chromosomes are frequently, in a very haphazard way and largely according to chance, distributed over the nuclei of the pollengrains, for so far at least as such are formed. The results will probably be the sterility of many of these grains. It is furthermore by no means excluded, that the further development of many pollengrains, in the possession of a nucleus with an approximately normal set of chromosomes, is hindered by a poor metabolism, as two further divisions must take place within the pollengrain; the original nucleus of which must first divide into a generative and a vegetative nucleus, the former of which once more divides into two spermnuclei, one of which has to fertilise the eggcell, the other the polar nuclei.

In cases in which the conditions of growth of the sugarcane are fa-

---

<sup>1)</sup> l. c. p. 436.

avorable shortly before flowering, serious disturbances in the metabolism of the sporogenous cells will not occur, thus favoring a much greater fertility.

This is the reason why the Experimentstation has now chosen a garden for experiments on hybridisation, which is situated in a moister and cooler climate than that of Pasoeroean, a measure which will doubtless favor those experiments.

---

### CONCLUSIONS

The cultivated kinds *SW 3*, *SW III* and *DI 52* possess 40 chromosomes in the haploid, 80 in the diploid phase. The parents of these kinds, *Black Cheribon* and *Batjan*, both varieties of *Saccharum officinarum*, also have 40 chromosomes in the haploid phase.

*100 POJ* possesses 89 chromosomes. *Loethers* cane which differs from *S. officinarum* has 98 or 99 chromosomes in the diploid phase. The suspicion, that *Loethers* might be the father of *100 POJ* is much strengthened by the numbers of chromosomes found; the number 89 of *100 POJ* equals namely that of the sum of the haploid chromosomes 40 of *Bandjermasin hitam* and 49 of *Loethers*.

In the case of *Koesoemo*, a cross of *Djamprok*  $\times$  *Loethers*, 93 chromosomes occur, a number distinctly differing from 80, the latter being the chromosome number of the seedlings obtained from crosses of varieties of *Saccharum officinarum* with one another.

*EK 2* possesses 40 chromosomes in the haploid phase. Cytology is unable to settle whether *Lahaina* or *Bandjermasin hitam* has been the mother of *EK 2*, because each of these have 40 chromosomes in the haploid phase.

*EK 28* possesses 80 chromosomes in the diploid phase. The question whether this cane could be a descendant of *100 POJ*, can not be answered with certainty by cytological investigation. Yet the possibility can not be denied, as it seems, that *100 POJ* can form eggcells with 40 chromosomes, besides eggcells with some chromosomes more.

Probably there exists in the sugarcane a relation between regular or irregular reduction division and fertility. Both are in all probability strongly influenced by unfavorable growthconditions of the cane.

---

# DE BETEKENIS VAN HET GESLACHT VOOR DE ERFELIJKHEID VAN DEN HOOFDINDEX

door

G. P. FRETS

(Maasoord-Poortugaal)

Het materiaal, waarbij ik mijn onderzoekingen over de erfelijkheid van den hoofdvorm verrichtte, deelde ik in in een groep I, (1924, p. 21 <sup>1)</sup>) waar de som van hoofdlengete en hoofdbreedte, als aanwijzing van de hoofdgrootte, bij beide ouders groot is, in een groep II, waar  $L + B$  van beide ouders klein is en in een groep III, waar van een van de ouders  $L + B$  groot en van de andere  $L + B$  klein is. Iedere groep werd verdeeld in ondergroepen brachycephaal  $\times$  dolichocephaal, dolichocephaal  $\times$  brachycephaal, brachycephaal  $\times$  brachycephaal en dolichocephaal  $\times$  dolichocephaal.

We vinden dan dat er in groep I onder 151 families 92 moeders en 78 vaders brachycephaal zijn en 59 moeders en 73 vaders dolichocephaal. Van de moeders zijn er 61 % brachycephaal en 39 % dolichocephaal; van de vaders zijn er 51.7 % brachycephaal en 48.3 % dolichocephaal.

In groep II, dus, waar  $L + B$  van de ouders klein is, zijn van 82 families 50 moeders brachycephaal en 35 vaders, 32 moeders dolichocephaal en 47 vaders. Van de moeders zijn er in groep II 61 % brachycephaal en 39 % dolichocephaal; van de vaders zijn er 40 % brachycephaal en 60 % dolichocephaal.

Wat de verhouding van brachycephale en dolichocephale ouders onder de moeders en onder de vaders in groep III betreft, die bestaat uit 172 families, vinden we, dat voor de ondergroepen, waarvan de moeder

---

<sup>1)</sup> G. P. Frets, *Heredity of the Cephalic Index*. Diss, Amsterdam 1924. Mart. Nijhoff. Ook in G. P. Frets, *The Cephalic Index and its Heredity*. Mart. Nijhoff. Den Haag. 1924.

$L + B$  groot is, er 55 brachycephaal zijn, van de vaders is dit aantal 43. Voor dolichocephalie zijn de aantallen 26 voor de moeders en 48 voor de vaders. In groep III zijn dus in de ondergroepen, waar  $L + B$  van de moeder groot is, 68 % brachycephale en 32 % dolichocephale moeders. In de ondergroepen, waar  $L + B$  van den vader groot is, zijn 47.3 % brachycephale en 52.7 % dolichocephale vaders.

Voor de ondergroepen van groep III, waar  $L + B$  van de moeder klein is, is de moeder 55 maal brachycephaal; van den vader is dit aantal 30. Voor dolichocophalie zijn de aantallen 36 voor de moeders en 51 voor de vaders. In groep III zijn in de ondergroepen waar  $L + B$  van de moeder klein is, 60.4 % brachycephale en 39.6 % dolichocephale moeders. In de ondergroepen, waar  $L + B$  van den vader klein is, zijn 37 % brachycephale en 63 % dolichocephale vaders.

Uit deze cijfers voor het aantal brachycephale en dolichocephale moeders, resp. vaders, voor gevallen, waar  $L + B$  groot, resp. klein is, zien we, dat voor de moeders het percentage brachycephale indices grooter is dan het percentage dolichocephale indices voor hoofden waar  $L + B$  groot is (61 en 39 in groep I, 68 en 32 in groep III), zoowel als voor hoofden, waar  $L + B$  klein is (61 en 39 in groep II en 60.4 en 39.6 in groep III). Voor hoofden waar  $L + B$  groot is, is het verschil in ons materiaal iets grooter.

Voor de vaders is het percentage brachycephale indices weinig verschillend van het percentage dolichocephale indices, als  $L + B$  groot is (51.7. en 48.3 in groep I en 47.3 en 52.7 in groep III). Waar  $L + B$  van den vader klein is, is het percentage brachycephale indices belangrijk kleiner dan het percentage dolichocephale indices (40 en 60 in groep II en 37 en 63 in groep III).

De eenvoudigste wijze, waarop deze verschillen van den index bij de beide geslachten verklaard kunnen worden, is door de aanname van een verschil in dominantie.

Wij hebben op grond van ons onderzoek aangenomen, dat er bij de erfelijkheid van den hoofdindex dominantie voorkomt van brachycephalie over dolichocephalie en soms ook van dolichocephalie over brachycephalie.

Die verschillende dominantie kan samenhangen met verschillende hoofdgrootte. Dan is bij groote hoofden brachycephalie dominant over dolichocephalie en bij kleine hoofden omgekeerd, dolichocephalie dominant over brachycephalie, brachycephalie dus recessief. Voor zoover

de som van de hoofdlenkte en de hoofdbreedte de hoofdgrootte aanwijst wordt door mijn materiaal deze aanname bevestigd.

Het kan echter ook zijn, dat er twee systemen van allelomorphe paren zijn, waarvan van het eene A en a, A brachycephalie geeft en vooral door toename van de breedte, a dolichocephalie vooral door afname van de breedte, terwijl brachycephalie dominant is over dolichocephalie, en waarvan van het 2e paar B en b, B dolichocephalie geeft, vooral door toename van de lengte en b brachycephalie, vooral door afname van de lengte, terwijl dan dolichocephalie dominant is over brachycephalie (1924, p. 15).

Van de factoren A en a maakt A vooral het hoofd *breed*, en in mindere mate kort en laag, a maakt vooral het hoofd smal en in mindere mate breed en hoog. Van de factoren B en b maakt B vooral het hoofd *lang* en in mindere mate smal en laag, b maakt vooral het hoofd kort en in mindere mate breed en hoog. Ook bij deze tweede verklaring berust dus de gevonden verschillende dominantie op *verschillen in de wijze waarop de index verandert*.

Welke van deze twee schema's ter verklaring van de erfelijkheid van den index het best is, moet door verder onderzoek worden gevonden, waarbij ook de hoofdhoogte zal moeten worden gemeten (vgl. 1924, p. 10).

De verschillen in den index, die wij vinden voor de beide geslachten, kan nu m.i. het eenvoudigst worden verklaard, door aan te nemen, dat de dominantie van brachycephalie over dolichocephalie, die wij in de meeste gevallen vinden, sterker is bij de vrouw dan bij den man en dat de dominantie van dolichocephalie over brachycephalie, die wij in andere gevallen vinden sterker is bij den man dan bij de vrouw.

Als brachycephalie dominant is over dolichocephalie, zijn de heterozygoten brachycephaal, in dergelijke gevallen zijn er dus volgens onze hierboven genoemde aanname, meer vrouwen brachycephaal dan mannen.

Als dolichocephalie dominant is over brachycephalie zijn de heterozygoten dolichocephaal, dan zijn er volgens onze aanname, onder de mannen meer dolichocephale indices dan onder de vrouwen.

In overeenstemming met deze aanname is, dat er in ons materiaal meer families zijn van de kruising macrobrachycephaal  $\times$  macrodolichocephaal dan van de reciproke kruising macrodolichocephaal  $\times$  macrobrachycephaal (45 en 31). Evenzoo, dat er meer families zijn van de

kruising microbrachycephaal  $\times$  microdolichocephaal dan van de kruising microdolicho-  $\times$  microbrachycephaal (27 en 12). Het grootste verschil in het aantal families vinden we in overeenstemming met de gemaakte aanname tusschen de families van de kruising microbrachy-  $\times$  macrodolichocephaal en de reciproke kruising macrodolicho-  $\times$  microbrachycephaal (32 en 7).

Verder vinden we, dat in de families, waar  $L + B$  van de ouders groot is, van de volwassen zoons met groote  $L + B$  er 50 brachycephaal zijn en 38 dolichocephaal (56.8 % en 43.2 %). Van de families waar  $L + B$  klein is, vinden we dat van de volwassen zoons met kleine  $L + B$  er 16 brachycephaal zijn en 29 dolichocephaal (32.6 % en 67.4 %). Er zijn dus onder de volwassen zoons met een groote waarde van  $L + B$ , van ouders, bij wie  $L + B$  groot is, belangrijk meer brachycephale indices dan onder de zoons van ouders, bij wie  $L + B$  klein is. Daarentegen zijn er onder de zoons van ouders van wie  $L + B$  klein is, veel meer dolichocephale indices. Hetzelfde geldt voor de dochters.

Daarenboven is het percentage brachycephale dochters van ouders, bij wie  $L + B$  groot is, hooger dan het percentage zoons (67.7 % en 56.8 %) en is het percentage dolichocephale zoons van ouders bij wie  $L + B$  klein is, belangrijk hooger dan het percentage dochters (67.4 % en 46.4 %).

De gemiddelde index van zoons van ouders, van wie  $L + B$  groot is, is iets grooter dan van zoons van ouders, van wie  $L + B$  klein is (80.42 en 80.06). Voor dochters vinden we dit verschil niet. De jonge kinderen, bij wie de index iets ongeregelder is, kunnen hier storend gewerkt hebben. Deze bepalingen moeten aan grooter materiaal herhaald worden, waarvan ook de hoogte gemeten is, zoodat men nauwkeurig de hoofdgrootte in aanmerking zal kunnen nemen.

Er zijn tot dusver slechts enkele gevallen in de litteratuur bekend, waar ter verklaring van de verschillen der erfelijkheid bij de beide geslachten, verschillende dominantie aangenomen is. Het meest bekende voorbeeld is dat van Wood voor het gehoornd zijn en niet gehoornd zijn van schapen. Veel veelvuldiger is het verschijnsel van de geslachtsgebonden (sex-linked) erfelijkheid.

Voor de bevindingen bij ons materiaal leidt de toepassing van de regels van de geslachtsgebonden erfelijkheid tot onoverkomelijke moeilijkheden.

Als er aan het geslacht gebonden erfelijkheid voor de hoofdindex is,

kunnen we op de volgende wijze formules voor de verschillende kruisingen opstellen:  $x$  staat voor macrobrachycephalie en is dominant over  $x$  macrodolichocephalie.

N.	Kruisingen.	Formules.	Toelichting.	Bra-chyc.		Doli-choc.	
				D.	Z.	D.	Z.
1	mabr $\times$ mabr	$xx \times xo = xx + xo$	alle kinderen zijn macrobrachycephaal . .	2	2		
2	„	$xx \times xo = xx + xx + xo + xo$	dochters zijn mabr, zoons voor de helft mabr en voor de andere helft mado . . . . .	2	1		1
3	mabr $\times$ mado	$xx \times xo = xx + xo$	alle kinderen mabr. . .	2	2		
4	„	$xx \times xo = xx + xx + xo + xo$	zoons en dochters, ieder voor de helft mabr en voor de andere helft mado . . . . .	1	1	1	1
5	mado $\times$ mabr	$xx \times xo = xx + xo$	dochters mabr, zoons mado (criss-cross erfelijkh.) . . . . .	2			2
6	mado $\times$ mado	$xx \times xo = xx + xo$	alle kinderen macrodolichocephaal. . . . .			2	2
totaal . . . . .				9	6	3	6

Volgens deze wijze van erfelijkheid zijn er onder de dochters meer brachycephale dan dolichocephale indices. Voor de zoons zijn de aantallen gelijk, Er zijn meer brachycephale indices onder de dochters dan onder de zoons en meer dolichocephale indices onder de zoons dan onder de dochters. Dit hebben we gevonden.

Het aantal kruisingen mabr  $\times$  mabr is grooter dan het aantal kruisingen mado  $\times$  mado. Dit hebben we gevonden.

In de kruisingen mabr  $\times$  mabr zullen we onder de zoons meer macrodolichocephale indices vinden dan onder de dochters. Dit hebben we niet gevonden; de aantallen zijn echter klein.

De kruisingen mabr  $\times$  mado zullen vaker voorkomen dan de reciproke kruising mado  $\times$  mabr. Dit hebben we gevonden. In de kruisingen mabr  $\times$  mado zullen we voor de zoons zoowel als voor de dochters meer brachycephale dan dolichocephale indices vinden. Dit vinden we



heelemaal niet; er zijn onder de zoons veel meer dolichocephale dan brachycephale indices. In de kruisingen mado  $\times$  mabr zullen onder de dochters veel meer brachycephale dan dolichocephale en omgekeerd onder de zoons veel meer dolichocephale dan brachycephale indices voorkomen. Dit vinden we ook niet <sup>1)</sup>.

De kruising mado  $\times$  mabr geeft geen gevallen, waar alle indices macrobrachycephaal zijn. Dit hebben we ook min of meer gevonden. In dit opzicht is er in ons materiaal een duidelijk verschil tusschen de kruising mabr  $\times$  mado en haar reciproke kruising mado  $\times$  mabr.

Als brachycephalie recessief is, krijgen we het volgende:  $x$  staat voor brachycephalie geslachtsgebonden en recessief.

N.	Kruisingen.	Formules.	Toelichting.	Bra-chyc.		Roli-choc.	
				D.	Z.	D.	Z.
1	mibr $\times$ mibr.	$xx \times xo = xx + xo$	alle kinderen mibr. . .	2	2		
2	mibr $\times$ mido.	$xx \times xo = xx + xo$	dochter dolichoc en zoons (criss-cross) brachycephaal. . . . .		2	2	
3	mido $\times$ mibr.	$xx \times xo = xx + xo$	alle kinderen dolichoc. .			2	2
4	„	$xx \times xo = xx + xx$	zoons en dochters ieder voor de helft dolichoc. en voor de helft brachycephaal . . . . .	1	1	1	1
5	mido $\times$ mido	$xx \times xo = xx + xo$	alle mido . . . . .			2	2
6	„	$xx \times xo = xx + xx + xo + xo$	dochter mido, zoons voor de helft mido en voor de helft mibr. .		1	2	1
totaal . . . . .				3	6	9	6

Hier zijn onder de zoons evenveel brachycephale als dolichocephale indices en onder de dochters veel meer dolichocephale dan brachycephale indices. Dit vonden we in ons materiaal volstrekt niet. Evenmin vinden we, dat er meer kruisingen microdolicho-  $\times$  microbrachycephaal zijn dan de reciproke kruising microbrachy-  $\times$  microdolichocephaal. We laten daarom de mogelijkheid los, dat er voor de erfelijkheid

<sup>1)</sup> Vgl. o.a. de tabellen n—q, 1924.

van den hoofdvorm geslachtsgebonden erfelijkheid zou zijn en nemen aan, dat er verschillende dominantie is van brachycephalie en dolichocephalie voor de beide geslachten. Deze vorm van erfelijkheid onderscheidt men als door het geslacht begrensde erfelijkheid (sex-limited).

We hebben de volgende kruisingen als macrobrachycephalië dominant is voor de vrouw en recessief voor den man, en dus dolichocephalie dominant voor den man en recessief voor de vrouw.

De kruising mabr  $\times$  mado geeft dan:

moeder $\times$ vader.	Dochters.		Zoons.	
	Brachyc.	Dolichoc.	Brachyc.	Dolichoc.
AA $\times$ BB =	4 AB		+	4 AB
AB $\times$ BB =	2 AB	+ 2 BB	+	2 AB + 2 BB
AA $\times$ AB =	2 AA + 2 AB		+ 2 AA	+ 2 AB
AB $\times$ AB =	AA + 2 AB	+ BB	+ AA	+ 2 AB + BB
totaal mabr $\times$ mado .13 brachyc. + 3 dolichoc. + 3 brachyc. + 13 dolichoc.				

en de reciproke kruising mado  $\times$  mabr geeft:

$$\begin{aligned} \text{BB} \times \text{AA} &= 16 \text{ AB} && + 16 \text{ AB} \\ &= 16 \text{ brachyc (dochters)} + 16 \text{ dolichoc. (zoon.)} \end{aligned}$$

De kruising macrobrachy-  $\times$  macrodolichocephaal bevat dus onder de dochters meer brachycephale dan dolichocephale indices en onder de zoons meer dolichocephale dan brachycephale indices. En deze kruising bevat onder de dochters minder brachycephale indices dan de reciproke kruising mado  $\times$  mabr, terwijl ze onder de zoons minder dolichocephale indices bevat dan de reciproke kruising mado  $\times$  mabr.

Als voor een tweede groep gevallen microdolichocephalie dominant is voor den man en recessief voor de vrouw, vinden we voor de kruising microdolichocephalie  $\times$  microbrachycephalie en voor de reciproke kruising microbrachy-  $\times$  microdolichocephalie overeenkomstige resultaten als de zooeven genoemde van de kruisingen macrobrachy-  $\times$  macrodolichocephaal en macrodolicho-  $\times$  macrobrachycephaal.

In ons materiaal zijn voor de kruising macrobrachy-  $\times$  macrodolichocephaal onder de dochters meer macrobrachycephale dan macrodolichocephale indices en onder de zoons meer macrodolichocephale dan macrobrachycephale indices. Voor de kruising microdolicho-  $\times$  micro-

brachycephaal zijn onder de zoons meer microdolicho- dan microbrachycephale indices; voor de dochters zijn de aantallen gelijk.

In ons materiaal zijn voor de kruising macrodolicho-  $\times$  macrobrachycephaal onder de dochters meer macrobrachycephale indices dan voor de kruising macrobrachy-  $\times$  macrodolichocephaal. Er zijn echter in het eerste geval onder de zoons minder macrodolichocephale indices dan in het tweede. Voor de kruising microdolicho-  $\times$  microbrachycephaal zijn onder de zoons méér microdolichocephale indices dan voor de kruising microbrachy-  $\times$  microdolichocephaal. Er zijn echter in het eerste geval onder de dochters minder microbrachycephale indices dan in het tweede.

Alles tezamen (zie ook pag. 541) nemen we aan, dat er een groep van gevallen is, waar brachycephalie dominant is over dolichocephalie en dat de dominantie sterker is bij de vrouw dan bij den man en dat in een andere groep van gevallen dolichocephalie dominant is over brachycephalie, waarbij de dominantie bij den man sterker is dan bij de vrouw.

Wat de resultaten betreft, is er voor sommige kruisingen overeenkomst tusschen erfelijkheid met verschillende dominantie der eigenschappen en geslachtsgebonden erfelijkheid (sex-limited en sex-linked heredity). Zoo geeft mado  $\times$  mabr in het eerste geval, als  $BB \times AA = AB + AB$ , dochters, die macrobrachycephaal zijn en zoons, die macrodolichocephaal zijn en in het tweed geval, als  $xx \times xo = xx + xo$ , eveneens macrobrachycephale dochters en macrodolichocephale zoons (criss-cross heredity.). Daarentegen geeft mabr  $\times$  mado in het eerste geval, als  $AA \times BB = AB + AB$ , weer macrobrachycephale dochters en macrodolichocephale zoons, terwijl in het tweede geval als  $xx \times xo = xx + xo$ , zoowel de zoons als de dochters macrobrachycephaal zijn.

Experimenteel bij *Drosophila* heeft STURTEVANT op deze verschillen gewezen.

In de aard van het proces is er een belangrijk verschil tusschen erfelijkheid met verschillende dominantie voor de geslachten en aan het geslacht gebonden erfelijkheid. Bij verschillende dominantie hebben we met een verschijnsel in de zygoten te doen. Een gameet (geslachtscel), die een factor voor brachycephalie bevat, komt samen met een gameet, die een factor voor dolichocephalie bevat, en vormt een zygoöt, een heterozygoöt, die, als deze zygoten een vrouwelijk individu wordt, domi-

nantie van brachycephalie zal vertoonen en, als de zygoten een mannelijk individu wordt, recessiviteit zal vertoonen. Het verschil in dominantie is een secundair geslachtskenmerk.

Bij geslachtsgebonden erfelijkheid bevindt de factor voor brachycephalie, resp. dolichocephalie zich *in* de geslachtschromosoom. Hier komen de resultaten tot stand door de verschillende wijzen waarop de gameten zich met elkaar vereenigen. De factor voor brachycephalie is hier altijd dominant. Komt dus de factor voor dolichocephalie in een mannelijke zygoten ( $x_0$ ), dan is het individu steeds dolichocephaal, komt deze factor in een vrouwelijke zygoten, dan is ze dolichocephaal, als de verbinding homozygoot is ( $x x$ ), doch brachycephaal als de verbinding heterozygoot is ( $x x$ ).

Er is nog een bijzonderheid van de erfelijkheid van den hoofdindex ten opzichte van het geslacht te vermelden. In eenige van onze tabellen, waar de kinderen zoowel brachycephale als dolichocephale indices hebben, terwijl de ouders brachycephaal en dolichocephaal zijn, trof het, dat de zoons vaker den index van den vader en de dochters vaker den index van de moeder hebben. Ook BRYN heeft deze eigenaardigheid der patroclinie en matroclinie in zijn materiaal opgemerkt. Bij rangschikking van mijn materiaal in grootere groepen blijft er eenige aanwijzing voor dit verschijnsel (1924, p. 64).

Zooals bekend vat BRIDGES bij *Drosophila* dit verschijnsel op als nondisjunctie, als een bijzonderheid van geslachtsgebonden erfelijkheid. Zoo nu en dan zouden combinaties van factoren bij de vorming van de zygoten niet uit elkaar gaan, maar overgaan in den vorm, zooals ze aanwezig waren in de moeder, respectievelijk in den vader. Op deze wijze verschijnen er onder de dochters meer individuen, die overeenkomen met de moeder en onder de zoons meer individuen, die overeenkomen met den vader.

In de correlatie-coëfficiënten, die ik vroeger voor mijn materiaal vond, komt een invloed bij de erfelijkheid van den index van de moeder op de dochter en van den vader op den zoon niet tot uitdrukking. Ik vond voor de correlatie van den index van vaders en zoons  $r = .202 \pm .024$ , van vaders en dochters  $r = .242 \pm .022$ . Voor vaders en zoons werd dus een kleinere correlatie-coëfficiënt (geringere mate van erfelijkheid) gevonden dan voor vaders en dochters. De kleinere correlatie voor vaders en zoons houdt verband met de grootere variabiliteit van mannelijke individuen in mijn materiaal. Voor moeders en dochters

vind ik  $r = .324 \pm .019$ , en voor moeders en zoons  $r = .251 \pm .022$ . Voor moeders en dochters is er dus een grootere correlatie dan voor moeders en zoons, echter wellicht niet als de uitdrukking van grootere erfelijkheid, doch van geringere variabiliteit.

Het vraagstuk van de beteekenis van het geslacht voor de erfelijkheid van den hoofdindex, dat we voor ons materiaal van verschillende kanten onderzocht hebben, heeft dus als meest zeker resultaat opgeleverd, dat er voor de beide geslachten een verschillende dominantie is van brachycephalie over dolichocephalie, resp. van dolichocephalie over brachycephalie.

Daar families met dominantie van brachycephalie veel vaker voorkomen, dan families met dominantie van dolichocephalie, draagt de verschillende dominantie van brachycephalie voor de beide geslachten er toe bij, dat de gemiddelde index van de vrouw grooter is dan voor den man. In ons materiaal is  $I_m = 80.4$  en  $I_v = 81.04$  en voor volwassenen  $I_m = 79.65$  en  $I_v = 80.64$  (1922).

Het bestaan van twee stel paren factoren ieder met verschillende dominantie voor de beide geslachten kan nog een ander verschil verklaren, dat bij den index voorkomt.

De gemiddelde index van een gegeven materiaal vindt men niet als gemiddelden index van verschillende lengte- resp. breedte- (of hoogte-) klassen van dit materiaal. Dit komt, omdat de index samengesteld is: we hebben gezien, dat er ten minste twee stel allelomorphe paren zijn, en we hebben opgemerkt (uitvoerig, zie 1924), dat ieder stel op eigen wijze door veranderingen van lengte, breedte en hoogte, den index verandert. Voor materiaal van verschillende lengteklassen, zal bij toenemende lengte, steeds meer de dolichocephalie tot stand komen door de factor, die vooral de lengte grooter maakt en in steeds mindere mate door de factor, die vooral de breedte kleiner maakt. Evenzoo voor materiaal van verschillende breedte-klassen. Voor verschillende lengte- resp. breedteklassen is er dus een verschillende correlatie tussen lengte en breedte. Dit hebben we gevonden.

We vinden bovendien voor *dezelfde* lengte-resp. breedteklasse een verschillenden gemiddelden index voor de beide geslachten. Dat de gemiddelde index van de vrouw hooger is dan van den man hebben we als secundair geslachtskenmerk opgevat, door verschillende dominantie van brachycephalie voor de beide geslachten, dus meenende, dat het geslacht als zoodanig dit verschil meebrengt (JOHANNSEN). Het is

mogelijk, dat dit secundaire geslachtskenmerk voor een deel althans ook het verschil tusschen den gemiddelden index van den man en van de vrouw voor dezelfde lengte-, resp. breedteklassen verklaart, namelijk door de verschillende dominantie van brachycephalie over dolichocephalie voor de beide geslachten bij de twee stel allelomorphe paren voor den index.

Voor een zelfde lengteklasse (zie *Genetica* 1922, p. 520 en *Ceph. Ind. and its Heredity*, 1924) is de gemiddelde index van den man grooter dan van de vrouw en voor eenzelfde breedteklasse is de gemiddelde index van den man kleiner dan van de vrouw. Het tweede verschil is grooter dan het eerste. Het wil zeggen, dat het hoofd van de vrouw relatief smaller en korter is dan dat van den man, waarbij het eerste verschil kleiner is dan het tweede.

Dit verschil zou als volgt kunnen worden gedeut. Voor eenzelfde lengteklasse, zagen we, is het hoofd van de vrouw vergeleken bij dat van den man relatief smal, d. w. z. er zijn bij den man meer verbreeders en bij de vrouw meer versmallers in de formule aanwezig. Dit kan door de aanwezigheid van heterozygoten, die voor de beide geslachten een verschillende dominantie bezitten.

Voor een zelfde breedteklasse is het hoofd van de vrouw relatief kort, d. w. z. er zijn bij de vrouw meer verkorters en bij den man meer verlengers in de formule aanwezig. Ook dit verschil kan door de aanwezigheid van heterozygoten met verschillende dominantie voor de beide geslachten verklaard worden.

Het tweede verschil is grooter dan het eerste, omdat van het tweede stel erfactoren een grooter aantal paren aanwezig is dan van het eerste.

In hoeverre deze eigenschappen van de aangenomen erfactoren, de geslachtsverschillen verklaren kunnen, moet verder onderzoek leeren. De beteekenis van het feit, dat bij toenemende lichaamslengte de hoofdindex afneemt, welk verschijnsel ook een secundaire geslachtskenmerk is, is nog niet nagegaan.

27 November 1924.

---

# DIE GYNANTHERE FORM DES GOLDLACKS UND IHRE VERERBUNG

von

M. J. SIRKS (Wageningen).

In grösseren Kulturen des Goldlacks (*Cheiranthus cheiri* L.) treten bisweilen Individuen auf, deren Habitus völlig derjenigen der anderen Pflanzen gleich ist, deren Blüten aber einen ganz eigentümlichen Bau



FIG. 1. Normale Pflanze.



FIG. 2. Gynanthere Pflanze.

aufweisen. Wenn die Pflanzen in voller Blüte stehen, fallen diese abnormen Individuen sofort auf durch das Fehlen der schönen warmen

Farbe, welche den gewöhnlichen Goldlack schmücken; ihre Erscheinung ist diejenige einer Aschenbrödel inmitten ihrer schönen Schwestern. Die Vergleichung der beiden Figuren 1 und 2 zeigt dieses sofort; deutlicher noch tritt das abnorme Aussehen der gynantheren Infloreszenzen hervor aus den Figuren 3 und 4, welche einen Blütenstand in verschiedenen Entwicklungsstadien zeigen.

Im allgemeinen schreiten die abnormen Individuen später zur Blüten-

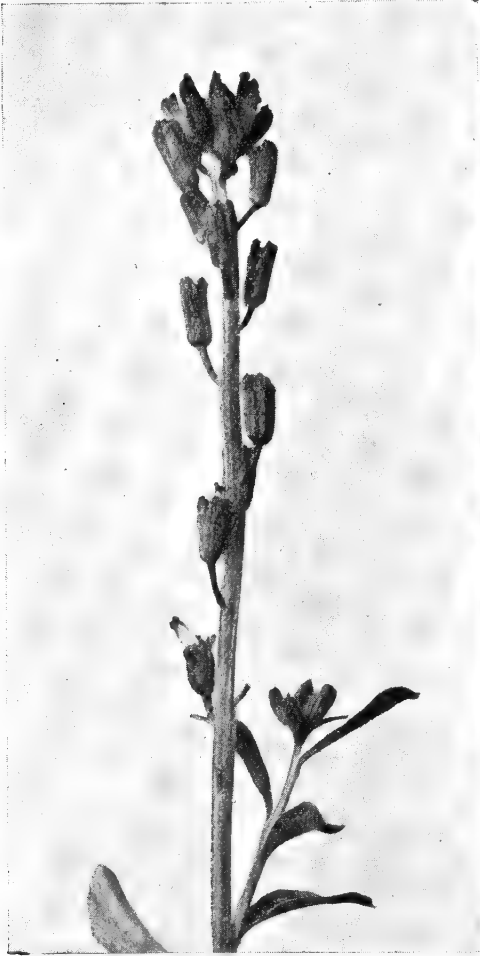


FIG. 3. Blütenstand einer gynantheren Pflanze halb ausgewachsen.

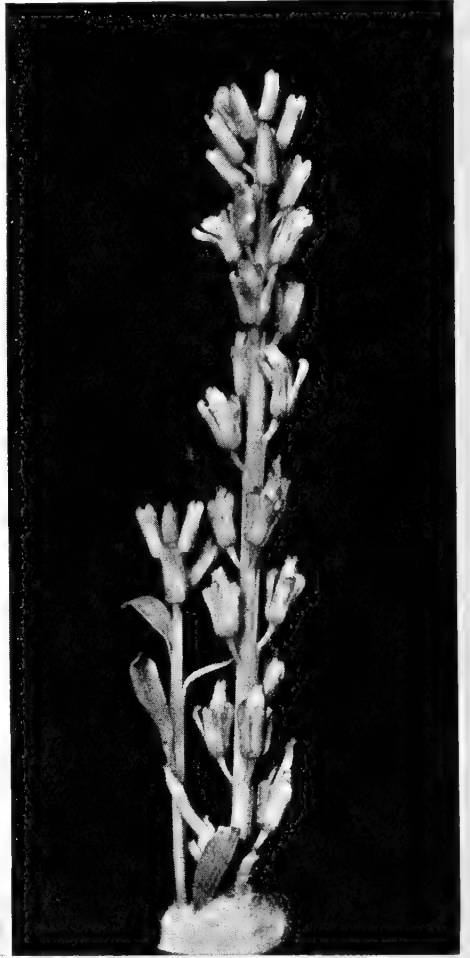


FIG. 4. Derselbe als in Fig. 3 völlig erwachsen.

bildung als die normalen Pflanzen; die in den Figuren 1 und 2 abgebildeten sind Typen von gleichaltrigen Pflanzen. Werden die beiden Formen unter denselben Umständen gepflegt, so öffnen die normalen Individuen ihre ersten Blüten 5 bis 6 Tage früher als die Abnormen.



Genaue Beobachtung zeigt aber schon im Knospenstadium Unterschiede zwischen den beiden Blütentypen; die Knospen der Normalen sind regelmässig viereckig, breiter, mehr gefüllt und besonders am Gipfel mehr abgestumpft, während diejenigen der Gynantheren schmaler sind, einen unregelmässigen Umkreis haben und am Gipfel eine stärkere Spitze.

Dieser abnorme Typus der *Cheiranthus cheiri* ist in der teratologischen Litteratur mehrmals erwähnt worden; DE CANDOLLE hat schon (1824 Vol. I., S. 135), eine Varietät *Cheiranthus cheiri gynantherus* genannt, welche er charakterisierte durch: „antheris nempe in carpella mutatis“. Diese Beschreibung gibt tatsächlich die meist auffallende Abweichung der Blüte an: die abnormen Pflanzen besitzen gar keine Staubgefässe, aber an ihrer Stelle eine Anzahl (4 bis 6) überzählige Fruchtblätter, welche um den zentralen Fruchtknoten herum gelagert sind. Diese Erscheinung wurde später von BROGNIART (1861, S. 453) in diesen Worten beschrieben: „Bisweilen sind diese sechs Fruchtblätter völlig frei; und diesenfalls bleiben sie geöffnet, während sie zwei Reihen von Ovula an den Innenrändern tragen, oder auch sind diese Ränder zusammengewachsen und bilden sie eine Art von Follikeln, wie bei der Akelei; bisweilen aber sind diese staminalen Fruchtblätter verwachsen zu zwei lateralen Bündeln von je drei, oder zu einem einzigen Zylinder, welcher den wahren Fruchtknoten umschliesst. In einer dritten Reihe von Fällen sind nur vier von diesen Extra-Karpellen vorhanden, zwei laterale und zwei vor und hinten, welche vier derart verwachsen sind, dass sie eine prisma-artige Scheide um den zentralen Fruchtknoten herum bilden mit vier Flächen und vier Reihen von parietalen Plazenten, welche mit den Verwachsungsrändern der staminalen Karpellen übereinstimmen.“

Eine Vergleichung der Querschnitte einer normalen Blüte (Figur 5) mit denjenigen verschiedener gynantheren Blüten (Figuren 6—9), zeigt sofort, dass im grossen Ganzen diese Beschreibung BROGNIART's ziemlich exakt ist, dass aber seine Typenverteilung als solche nicht immer anwendbar ist.

Der Querschnitt einer normalen Goldlack-Blütenknospe (Fig. 5), welche schon ziemlich weit fortgeschritten, ist mehrweniger regelmässig viereckig; der Bau folgt dem gewöhnlichen Cruciferen-Typus mit seinen vier kreuzweise geordneten Sepalen, deren erstes Paar die Ränder der beiden nachfolgenden etwas überdeckt. Dann folgen wie in

jeder normalen Cruciferenblüte die vier Kronblätter, welche sich in sehr veränderlicher Weise überdecken, die beiden Quirle (2 + 4) von Staubgefäßen und die beiden Fruchtblätter mit ihren parietalen Plazenten und der falschen Scheidewand.

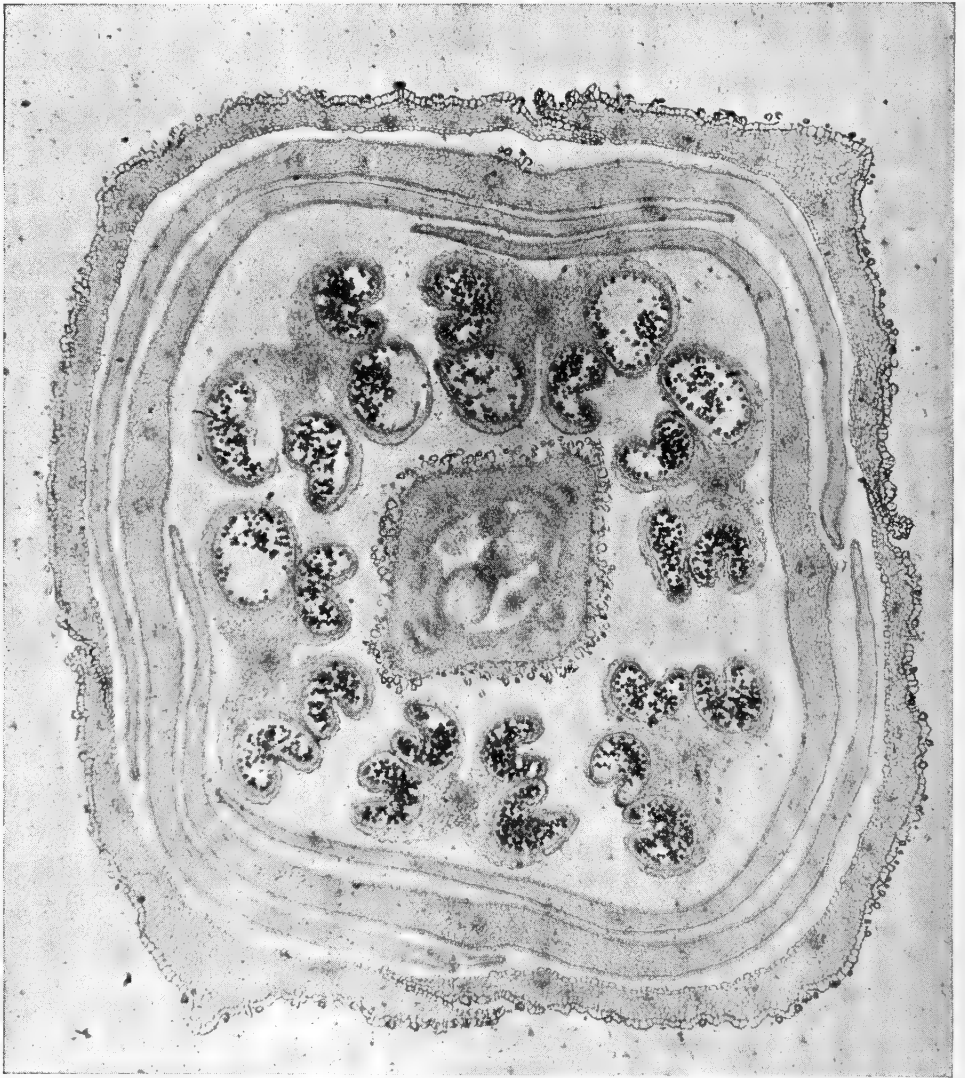


FIG. 5. Querschnitt einer normalen Blüte.

Stellt man daneben nun die am regelmässigsten gebildete gynanthere Blüte, so ist ihr Umkreis mehr rautenförmig statt viereckig, die Sepalen zeigen keinerlei Abweichung, sondern die Petalen sind kelchblattartig umgeändert; ihre Breite ist sogar geringer als die der Sepalen, sodass

sie einander gar nicht mehr überdecken, ihre Ränder sind etwas aufgerollt und ihre Struktur derjenigen der Kelchblätter ähnlich. Dann folgt, statt der sechs Antheren, ein mehrweniger runder Zylinder von sechs Extra-Karpellen, welche an den Rändern verwachsen sind. Die-



FIG. 6. Querschnitt einer regelmässigen gynantheren Blüte.

ser Zylinder ist aber deutlich bilateral symmetrisch, indem die beiden Verwachsungsränder in der Medianfläche mehr basalwärts mit dem zentralen Fruchtknoten verwachsen sind, die vier seitlichen aber immer getrennt bleiben. Die sechs Plazenten sind also immer doppelt. Der

Bau dieser Extrakarpelle ist demjenigen der normalen Fruchtblätter sehr ähnlich; sogar die Drüsenhaare, welche den Fruchtknoten überdecken, fehlen nicht.

Neben dieser „idealen“ gynantheren Form treten nun auch weniger vollständig ausgebildete Abweichungen auf, von denen die Figuren 7—9 ein Bild geben. Figur 7 gibt einen Querschnitt wieder einer Blüte, in welcher in der Medianfläche zwei Fruchtblätter durch ein einziges,

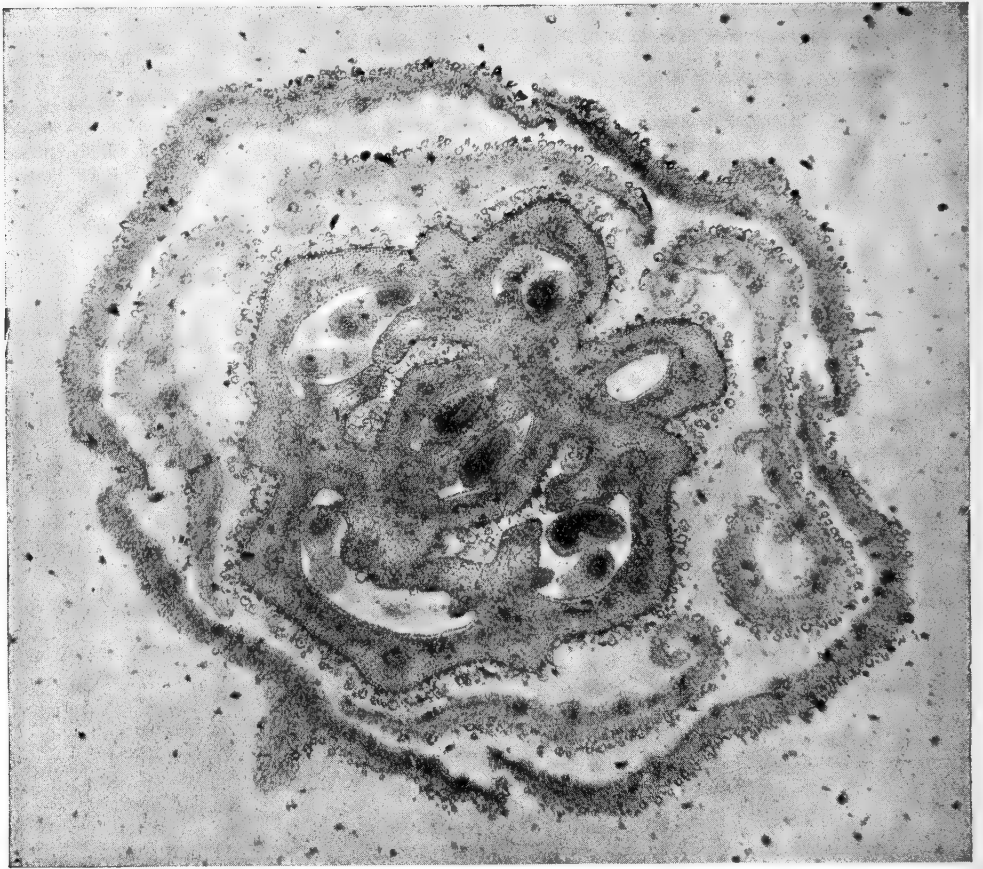


FIG. 7. Gynanthere Blüte mit fünf Extrakarpellen.

grösseres, vertreten sind, die beiden opponierten aber selbständig geblieben sind und sich jedes für sich mit dem zentralen Fruchtknoten verbunden haben. Die Blüte der Figur 8 hatte drei zentrale Fruchtblätter und 5 Extrakarpelle herum, ist also viel unregelmässiger ausgebildet als die Anderen; in Figur 9 fehlt sogar in der ganzen Blüte der zentrale Fruchtknoten, während sechs Extra-Karpelle

(anscheinend fünf, aber die seitliche rechts ist aus zwei Karpellen entstanden) einen unregelmässigen Zylinder zusammenstellen.

Auffallenderweise haben fast alle Verfasser, welche sich mit dieser ab-

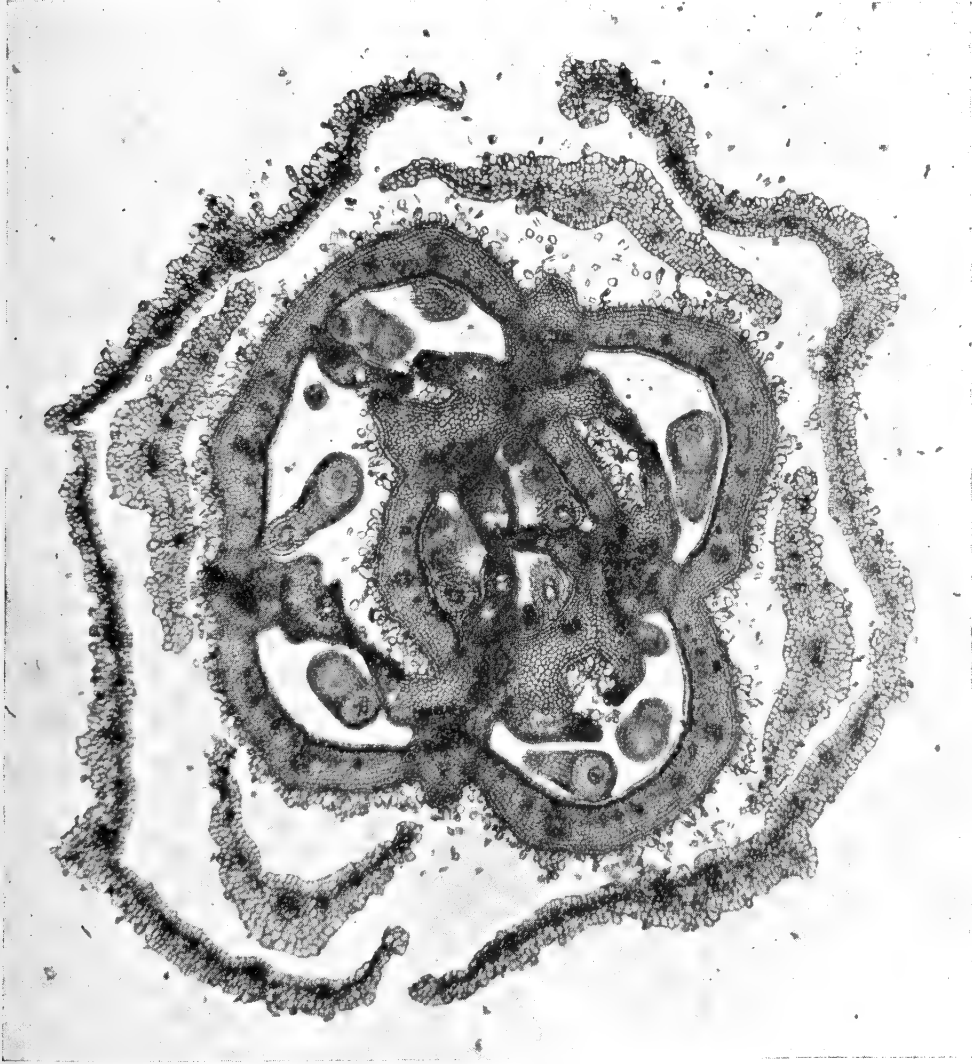


FIG. 8. Gynanthere Form: drei zentrale Fruchtblätter und fünf Extrakarpelle.

weichenden Pflanze beschäftigt haben, nur der Umbildung der Staubgefässe in Fruchtblätter Andacht gegeben; die doch auch sehr augenfällige Veränderung der Kronblätter wird nur selten erwähnt. Auf dem ersten Blick würde man die Pflanze für apetal halten und sie deshalb in die Gruppe einreihen wollen, welche von MASTERS (1869, S. 404) meiotaxie genannt ist (meiotaxie heisst das Fortfallen einer Quirle von

Blumenblätter); genauere Beobachtung zeigt aber die Anwesenheit der Petalen in ihrer sepaloiden Umbildung. Der Fall gehört also sowohl zu der als Sepalodie genannten Gruppe von Abnormitäten, wie auch zu der als Pistillodie (Veränderung der Staubgefäße in Fruchtblätter) genannten Rubrik. MASTERS erwähnt den Fall nicht bei der Bespre-



FIG. 9. Gynanthere Form: fehlender Zentralfruchtknoten und sechs Extrakarpelle herum.

chung der Sepalodie; nur sagt er beiläufig (S. 306) „In den meisten Blüten dieser Abart sind die Kronenblätter kleiner und weniger gut entwickelt als gewöhnlich der Fall ist.“



Die Folge des Fehlens der Staubgefäße ist selbstverständlich, dass die Individuen, welche zu dieser Varietät *gynantherus* gehören, keine Samen bilden, wenn sie nicht vom Pollen einer normalen Pflanze bestäubt worden sind. Werden aber die gynanthere Pflanzen von Insekten oder künstlich bestäubt, so hat die Samenentwicklung einen völlig normalen Verlauf. Nicht nur der zentrale Fruchtknoten, sondern auch die Extrakarpelle bilden gute Samen. Zum Zwecke einer Untersuchung ob diese Abart als eine erbliche betrachtet werden darf, wurde in 1920 ein Exemplar dieser gynantheren Form mit Pollen einer Pflanze, welche zu dem verbreitetsten Typus mit gelbbraunen Blumen gehörte, belegt, und auch von dieser als Vater dienenden Pflanze, durch Selbstung Samen erhalten. Die aus dieser Bastardierung hervorgegangenen Samen wurden in 1921 gesät und lieferten eine  $F_1$ -Generation Gynanthere  $\times$  Gelbbraune von 65 Pflanzen, welche im Frühling 1922 blühten, u. zw. ohne Ausnahme normal und schwarzrot. Die ganze aus der Selbstbestäubung des gelbbraunen Vaters gewonnene Nachkommenschaft, umfasste 51 Individuen, alle auch normalblütig, aber gelbbraun.

Die  $F_1$ -Generation führte also zur Schlussfolgerung, dass: 1) die normale Blütenform über die gynanthere dominant ist und 2) dass in der gynantheren Pflanze ein kryptomerer Faktor vorhanden war, welcher die gelbbraune Blütenfarbe in eine schwarzrote verändert, sich aber in den gynantheren Individuen nicht äussern kann zufolge der Sepalodie der Petalen.

Aus der Reihe der gelbbraunen, durch Selbstbestäubung erhaltenen Pflanzen, wurden drei Individuen isoliert; ihre Nachkommenschaften, 94, 48 und 81 Individuen umfassend, waren wieder ohne Ausnahme normalblütig mit gelbbraunen Blütenkronen.

Von den 65 schwarzroten  $F_1$ -Pflanzen wurden 4 als Stammpflanzen zur Weiterzucht benutzt, und gegen Insektenbesuch geschützt. Ihre Nachkommenschaften,  $F_2$ -Generationen also, kamen im Frühling 1924 zu Blüte und umfassten im Anfang 200, 204, 92 und 86 individuen. Leider gingen durch die sehr ungünstige Witterungsverhältnisse des Nachwinters 1923—24 eine grosse Zahl dieser  $F_2$ -Pflanzen zu Grunde; und ausserdem gab es einige, welche zwar grösstenteils abgestorben waren, aber an der Basis der Pflanze noch eine oder zwei lebende Zweige hatten und an diesen Zweigen blühten.

Im Folgenden sind die Zahlen dieser  $F_2$ -Generationen tabellarisch zusammengetragen; in jeder Gruppe ist zwischen Klammern die Zahl

der zur Gruppe gehörigen Individuen angegeben worden, welche fast völlig abgestorben waren, aber dennoch an einzelnen Blüten ihre Natur erkennen liessen:

F <sub>2</sub> -Gen.	Total.	Gestorben.	Schwarzrot.	Gelbbraun.	Hellgelb.	Gelbviolett.	Gynanthere.
1923.							
369	200	61	76 (1)	48 (0)	—	—	15 (3)
370	204	68	91 (5)	25 (0)	—	—	20 (7)
371	92	22	43 (2)	18 (0)	—	—	9 (3)
372	86	23	37 (2)	12 (0)	6 (0)	2 (0)	6 (1)
Total							
369—371	496	151	210 (8)	91 (0)	—	—	44 (13)
372	86	23	37 (2)	12 (0)	6 (0)	2 (0)	6 (1)
	582	174	358 (10)				50 (14)

In dieser F<sub>2</sub>-Generation tritt also eine sehr deutliche Spaltung auf: das Zahlenverhältnis der 358 normalblütigen Individuen gegen 50 Gynantheren ist aber stark abweichend von der Erwartung dass eine monohybride Mendelspaltung (theoretisches Verhältnis 306 : 102) vorliegen würde, aber auch von einer dimeren Spaltung, welche als theoretische Zahlen 382,5 : 25,5 geben würde. Dennoch glaube ich, dass dieser Spaltung ein monofaktorieller Charakter zugrunde liegt. Die grosse Zahl der durch die ungünstigen Witterungsverhältnisse abgestorbenen Pflanzen umfasste selbstverständlich Pflanzen der beiden Typen, aber auf Grund der viel grösseren Empfindlichkeit, welche den gynantheren Individuen inhaerent zu sein scheint, ist es m. E. sehr wahrscheinlich, dass unter diesen abgestorbenen Pflanzen, eine relativ grosse Zahl gynantherer Individuen gewesen ist. Diese grössere Empfindlichkeit für die Witterungsverhältnisse zeigt sich wohl sehr klar aus den Prozentzahlen der zum Teil gestorbenen Pflanzen. Unter den 358 überlebenden Normalen gab es deren 10 oder 2,8 %; unter den überlebenden Gynantheren 14 oder 28 %. Nimmt man die hieraus zu schliessende grössere Empfindlichkeit der Gynantheren in Betracht, so kann wohl das Defizit der gynantheren Individuen im Vergleich zu der erwarteten 3 : 1-Spaltung dieser Ursache zugeschrieben werden.



Bezüglich der weiteren Spaltung der normalen Individuen in verschiedene Farbentypen, geben die Zahlen nur wenig Anlass zu weiteren Schlussfolgerungen. In drei der  $F_2$ -Familien (369, 320 und 371) trat nur eine Spaltung in schwarzrot : gelbbraun hervor; obwohl auch hier die Zahlen (210 : 91) nicht sehr schön stimmen mit den theoretischen (welche 266 : 75 sein würden), liegt es doch auf der Hand auch hier eine monofaktorielle Spaltung zu sehen, besonders weil auch die schwarzroten Individuen empfindlicher waren oder jedenfalls sein können als die braunroten. Denn von den 210 überlebenden schwarzroten waren 8 Pflanzen stark geschwächt, von den 91 gelbbraunen keine einzige. Die vierte Familie (372) zeigte eine mehr verwickelte Spaltung in vier Farbentypen: schwarzrot (37), gelbbraun (12), hellgelb (6) und gelbviolett (2). Eine Analyse dieser Farbefaktoren ist hier auf Grund der kleinen Zahlen nicht wohl möglich, aber in einer Hinsicht doch ist die Familie von Interesse. Denn sie zeigt klar, dass die gynanthere Mutterpflanze, welche für meine Untersuchung benutzt wurde, nicht nur auch den Faktor für gelbbraune Blütenfarbe besass, sondern auch, dass dieser Faktor in der gynantheren Pflanze heterozygotisch war. Dadurch wurde es möglich, dass unter den  $F_2$ -Generationen Individuen zum Vorschein traten, welche weder den Schwarzrot-Faktor (anwesend in der gynantheren Mutter, abwesend im gelbbraunen Vater), noch den gelbbraun Faktor (heterozygotisch anwesend in der Mutterpflanze, homozygotisch im Vater) ererbt hatten, und demzufolge gelbe oder gelbviolette Blüten hatten. Wenn wir versuchen für diese Faktoren ein Schema aufzustellen, dann kommt man mit drei Faktoren zurecht (S, schwarzrot; s, Abwesenheit dieses Faktors; G gelbbraun; g, Fehlen des Gelbbrauns; N, normale Blütenform; n, Gynanthere). Die Spaltung ist dann wie folgt verlaufen:

Gynanthere Mutter			Gelbbrauner Vater	
♀ SSGgnn		×	♂ ssGGNN	
$F_1$ (Eltern der Familien 369, 370, 371)	} SsGGNn		$F_1$ (Elter der 372)	SsGgNn
$F_2$ (369, 370, 371)			$F_2$ (372)	SSGGNN
				SsGGNN
		} schwarzrot		SSGgNN
				SsGgNN
	} gelbbraun			SSggNN
				SsggNN
				SsggNN
				} schwarzrot

$$\left. \begin{array}{l} \text{SSGGnn} \\ \text{SsGGnn} \\ \text{ssGGnn} \end{array} \right\} \text{gynanthere}$$

$$\left. \begin{array}{l} \text{ssGGNN} \\ \text{ssGgNN} \\ \text{ssggNN} \end{array} \right\} \begin{array}{l} \text{gelbbraun} \\ \text{gelbbraun} \\ \text{hellgelb oder} \\ \text{gelbviolett} \end{array}$$

Dieselben Typen mit Nn statt  
NN dieselben Farben.

Dieselben Typen mit nn statt  
NN Gynantheren.

Ausdrücklich soll aber bemerkt worden, dass dieser Schema bezüglich der Farbenfaktoren gar nicht als erwiesen gelten darf, sondern nur eine Möglichkeit darstellt.

Schliesslich sei noch darauf hingewiesen, dass jetzt zwei Fälle von Umbildung der Blütenteile in ihrer Erblichkeit einander gegenüberstehen; von DAHLGREN wurde (1919) die dekandrische Form von *Capsella bursa pastoris*, deren vier Petalen in Staubgefässe umgeändert sind, als dominant erwiesen, die Rückbildung der Petalen in sepaloide Formen, zusammen mit der Veränderung der Staubgefässe in Fruchtblätter ist nach meinen Ergebnissen rezessiv. Auch vom Standpunkte der Morphologie ist vielleicht diese Gegenüberstellung von Wichtigkeit.

#### ZITIERTE LITTERATUR.

- BROGNIART, A., 1861. Sur quelques cas de transformation des étamines en carpelles. (Bull. Soc. Bot. France, VIII, 1861, S. 453).  
CANDOLLE, A., DE, 1824. Prodrômus systematis naturalis regni vegetabilis. (Vol. I, 1824, S. 135).  
DAHLGREN, K. V. O., 1919. Erblichkeitsversuche mit einer dekandrischen *Capsella bursa pastoris*. (Svensk Botanisk Tidskrift XII, 1919, S. 48—60).  
MASTERS, M. T., 1869. Vegetable Teratology. (London, 1869, Ray Society).

#### NACHTRAGWÄHREND DER KORREKTUR.

Nach Drucklegung obiger Mitteilung hat Herr Dr. Lotsy mich hingewiesen auf die Arbeit von F. J. Chittenden:

The rogue wallflower (Journ. Botany LII, 1914, S. 265—269), der auch diesen Fall als einen monofaktoriellen betrachtet.

## BOEKBESPREKING

KAMMERER, PAUL, 1924. *The inheritance of acquired characteristics*. Translated by A. P. Maerker—Branden. W. 43 figs. partly in colours. 414 pp. Boni and Liveright, New York.

Na de herontdekking van de regels van Mendel heeft ons begrip van erfelijkheid een veel exacter vorm gekregen, dan het voorheen bezat. Vooral echter hebben de ontwikkeling van het Mendelisme en van de mutatietheorie tot gevolg gehad, dat vele aanhangers van Lamarckisme en Darwinisme zich van de oudere evolutievoorstellingen hebben losgemaakt en op de experimenteele en gemakkelijk te controleeren resultaten van de nieuwe richtingen van onderzoek een nieuwe evolutievoorstelling hebben opgebouwd, die principiëel de erfelijkheid van verworven eigenschappen schijnt uit te sluiten.

Van de aanhangers van het Lamarckisme, dat door hen op een experimenteelen grondslag is gebracht, is Kammerer wel als de voornaamste vertegenwoordiger te beschouwen. Nu hij zijn gegevens hier geargumenteerd heeft samengevat komt het mij gewenscht voor er eenige beschouwingen aan te wijden.

In de eerste plaats aan de theoretische mogelijkheid, die vroeger zeer algemeen werd aangenomen, daarna vrijwel even algemeen werd ontkend. Logisch gezien is die mogelijkheid niet te ontkennen en is de theoretische oplossing van het probleem geheel afhankelijk van een exacte kennis van den invloed en van het materiaal, waarop deze inwerkt. De ontkening is dus als onlogisch te beschouwen, en als slechts gededuceerd uit de voorstellingen, die de tegenstanders zich omtrent het materiaal hebben gevormd. Dat deze voorstelling niet juist behoeft te zijn behoeft nauwelijks betoog. Wij kunnen hieruit wel afleiden, dat er geen theoretische onmogelijkheid, noch een theoretische waarschijnlijkheid voor de juistheid van het principe aanwezig is.

Een tweede punt van belang is de localisatie van de erfelijke eigen-

schappen. Overheerschend is de meening, dat deze in de chromosomen gezocht moet worden en het feit, dat wij hoofdzakelijk experimenteele kennis hebben betreffende eigenschappen, waarop de regels van Mendel toepassing vinden is daarvan de oorzaak. Het is echter van veel belang om hierbij te wijzen op de voorstellingen, die Winkler in den laatsten tijd, betreffende een localisatie óók in het protoplasma, ontwikkeld heeft. In verreweg de meeste gevallen zouden nl. de verworven eigenschappen, die Kammerer opgeeft, zooals bv. de kleurafwijkingen bij Salamanders, een niet mendelistisch karakter hebben en dus, indien erfelijk, eigenschappen van het protoplasma zijn, terwijl de weinige gegevens betreffende het Mendelen van verworven eigenschappen — gelijk bv. aangegeven wordt voor *Alytes obstetricans* — niet voldoende zijn om daaruit verstrekkende conclusies te trekken. Het lijkt mij daarom niet onmogelijk, dat het probleem op deze wijze nog nader onderzocht kan worden.

De eenige steun, die de theorie vinden kan is het experiment en de geheele bewijslast rust op de verdedigers. Wel geeft de schrijver een reeks van feiten, waarbij de uitwendige omstandigheden geen erfelijken invloed uitoefenden en waaruit de tegenstanders de niet geldigheid van het principe deduceeren, maar deze kunnen niet als tegenbewijzen gelden. Het exacte bewijs is echter zeer moeilijk te leveren en wel door de fijnere preciseering van het erfelijkheidsbegrip, welke te danken is aan het groote feitenmateriaal waarover de genetici beschikken.

In de eerste plaats is zuiverheid van het uitgangsmateriaal een vereischte. Daarmede in samenhang in de eisch, dat de in gelijke mate inwerkende invloeden, op het gelijkwaardige materiaal een gelijke uitwerking hebben. Voorts weten wij — wij danken de definitie aan Baur — dat niet een bepaald kenmerk erfelijk is, maar de wijze waarop het organisme op de uitwendige omstandigheden reageert. Elk kenmerk heeft een bepaalde variatie-breedte. Zeer belangrijk is verder in dit verband het voorkomen van nawerking van verworven eigenschappen op de nakomelingschap, zonder dat een echte erfelijkheid daarvan de oorzaak is. Deze nawerking is vooral sterk in bepaalde gevallen, waar de voortplanting asexueel is. Wisselt deze voortplanting echter met sexueele voortplanting af, dan is vaak plotseling de geheele aanpassing verdwenen. Hieruit vloeit de eisch voort de erfelijkheid van verworven eigenschappen aan organismen te bewijzen, die zich sexueel voortplanten.

Daarnaast stellen sommige critici de eisch, dat de eigenschap géén atavisme mag zijn. Een verdere moeilijkheid is de verworven eigenschap van de mutatie te onderscheiden.

Het lijkt mij niet zeer vruchtbaar hier uitvoerig de proeven te bespreken, nòch ook de kritiek te herhalen, waarvan de schrijver zoo ruimschoots zijn deel heeft gehad. Inderdaad worden vele voorbeelden aangehaald, die weinig bewijskracht in zich hebben, dikwijls ook slechts als illustratie dienen. Slechts een paar van de belangrijkste proeven wil ik aanduiden. De vroedmeesterpad, die op het land paart kan door droogte en hooge temperatuur gedwongen worden het water te zoeken, daar te paren en het mannetje kan dan niet, gelijk op het land instinctmatig geschiedt, de eiersnoeren om zijn achterpooten wikkelen. De latere generaties, die hieruit voortkomen blijken zelfs het instinct verloren te hebben, dit te doen, ook wanneer die generaties geheel in de normale omstandigheden opgroeien. Wanneer echter de latere generaties onder de abnormale omstandigheden opgroeien ontwikkelt zich bij het mannetje (in de derde en vierde generatie) een bij normaal in 't water parende kikvorschen zich ontwikkelende huidverdikking, „nuptialpad”, die bij *Alytes* overigens niet voorkomt.

Een tweede voorbeeld is dat van *Ciona intestinalis*. Wanneer Kammerer de beide Siphones afsneed, regenereerden beide maar groeiden langer uit. Werd dit op dezelfde individuen herhaald dan ontstonden ten slotte lange buizen. Ook de nakomelingen hadden siphones, die langer dan normaal waren. Een meer ingrijpende proef was de volgende: Van de *Cionas* werden zoowel de siphones als het onderste gedeelte van het dier, dat de geslachtsklier bevat, afgesneden. Beide regenereerden, een nieuwe geslachtsklier werd gevormd, lange siphones ontstonden en de nakomelingen hadden evenals in de eerste proef lange siphones.

Dit laatste experiment schijnt groote bewijskracht te hebben. Men heeft echter aan Ref. medegedeeld, dat de condities der aquarium-cultuur eveneens verlenging der siphones tengevolge kunnen hebben, zoodat ook in deze zaak het laatste woord nog wel niet gesproken is.

Ten slotte wil ik nog slechts de beide laatste hoofdstukken van het biologische gedeelte bespreken, welke beide van evolutietheoretisch belang zijn. In het eerste „the origin of species by means of direct adaptation” ontwikkelt Kammerer zijn meening over erfelijkheid in 't algemeen. Uit het feit, dat de omstandigheden levende wezens beïnvloeden en veranderen en uit zijn overtuiging, dat deze in zekeren zin

als erfelijk kunnen worden beschouwd, komt hij tot een geheel afwijkende voorstelling van erfelijkheid.

„Nothing is absolutely hereditary (one hundred percent); not one „characteristic, not one change of a characteristic, because none of „them has or ever had a zero per cent of variability. In characteristics „and their changes, the law of inertia manifests itself, and for this reason, characteristics and changes, for a number of generations, produce „after-effects and remain recognizable even under conditions unfavorable to them. Even if the conditions which induce the characteristic, as „observed last, no longer prevail, even if these same conditions change into contrasting ones, a certain inertia of organic characteristics „still remains noticeable. In the latter case, of course, they are relatively shortest lived.”

„The gain which this way of looking at things presents to us, is a gain „in more than one direction. This point of view furnishes us in the first „place with a general explanation for organic variations. And as the „variation of living forms is on the basis of their transformation, we „also gain a general explanation for evolution as a whole.”

Ik kan deze opvatting niet anders zien, dan als een volkomen negatie van het inzicht, dat het onderzoek der mendelisten ons in het wezen der erfelijkheid geschonken hebben. Wanneer wij de erfelijkheid van verworven eigenschappen als bewezen beschouwen en er zelfs een algemeenheid aan toeschrijven, die onbewezen is, dan nog is er geen reden om er de alleen-geldigheid aan toe te schrijven, gelijk Kammerer hier doet. M. i. vervalt hij in de fout, die hij aan zijn tegenstanders verwijt, nl. het niet tot hun recht laten komen van anderer resultaten.

Ditzelfde is m. i. het geval in het hoofdstuk „Where does evolution stand today.” Dat hij de mutatie onder de wet van oorzaak en gevolg tracht te brengen en er het mysterieuze aan wil ontnemen dat voor velen een onoverkomelijk bezwaar is geweest, zoo ook, dat hij daarbij mutaties ziet als verworven eigenschappen, veroorzaakt dus door op te sporen invloeden, lijkt mij logisch. Onverklaarbaar is het mij echter dat de kruisingstheorie niet meer bespreking kan vinden dan als „The puerile theory of preformation. . . . wrapped in a modern scientific cloak, celebrates its resurrection”. Ik herhaal, wat ik in een ander referaat reeds uitsprak, dat de kruising door het samenkomen van ongelijke fysisch-chemische stelsels mogelijkheden in zich bergt, die wij nog allerminst kunnen doorgronden en die aan het begrip praëformatie volkomen vreemd zijn.

H. N. KOOIMAN.

BAIS, W. J., en VERHOEFF, A. W., *Het verschijnsel der isohaemagglutinatie en de anthropologische beteekenis daarvan*. Nederl. Tijdschrift voor Geneeskunde, 1924 II, bldz. 1212.

Het is verheugend, dat twee Nederlandsche artsen in onze koloniën het belang hebben ingezien van bovenstaand onderwerp. Zij hebben te Deligelegenheid gehad de biochemische bloed-index van 546 Sumatranen, 1346 Javanen en 592 Chineezen uit Zuid-China te bepalen. De beide laatste groepen bestonden grootendeels uit contractanten, die in de culturen en bij de Deli Spoorwegmaatschappij werkzaam waren. De betrekkelijke jeugd van het cultuur-gebied van Sumatra's Oostkust, de geringe sterkte van de oorspronkelijke bevolking en de afgescheiden leefwijze van Javanen en Chineezen onderling, zoowel als ten opzichte van de oorspronkelijke bevolking, waarborgen, dat rasmenging op de cijfers geen invloed heeft.

Na een overzicht van de literatuur op dit gebied (waarvoor de schrijvers geen moeite gespaard hebben zich ook van het moeilijk bereikbare op de hoogte te stellen) drukken zij de door L. en H. HIRSCHFELD gepubliceerde graphische voorstelling af, aangevuld door hun eigen onderzoek en dat van anderen. Deze graphiek geeft overzichtelijk weer, dat de biochemische bloed-index, welke, zooals men weet, betrekking heeft op het agglutinatie-vermogen

$\left( \frac{A}{B} = \frac{\text{frequentie (groep II + IV)}}{\text{frequentie (groep III + IV)}} \right)$ , een maximum in N.-West-Europa heeft ( $> 1$ ), afneemt naar het Zuid-oosten toe en een minimum bereikt in Britsch-Indië ( $< 1$ ). Zooals uit het onderzoek van BAIS en VERHOEFF schijnt te blijken, heeft meer oostwaarts weer een stijging plaats. Vooral de verschillende waarden van B zijn voor de geheele lijn zeer karakteristiek.

De schrijvers sluiten zich aan bij HIRSCHFELD's veronderstelling, dat de eigenschappen A en B op verschillende plaatsen ontstaan zijn, de eerste in Noord-West-Europa, de laatste in of nabij Centraal-Azië, waarbij de menging van A naar B sterker is geweest dan die in omgekeerde richting.

Een afzonderlijke plaats in de graphiek nemen de Indianen in, die een zeer hoge index hebben, doch veel lager waarden voor A en B, dan in W. Europa. wat de frequentie betreft (20,2 % A en 2.1 % B tegenover respectievelijk 47.6 % en 12.2 % der Duitschers).

Dat de biochemische bloed-index op erfelijke factoren berust en de wet van MENDEL volgt, is ook door familie-onderzoek van BAIS en VERHOEFF waarschijnlijk gemaakt.

Men kan zich aansluiten bij de aansporing van de schrijvers om ook in Nederland met zijn mengsel van rassen dit onderzoek, waartoe ieder arts instaat is, op uitgebreide schaal ter hand te nemen.

M. A. VAN HERWERDEN.

---

ACH, W. M., 1922. *Hereditary microphthalmia*. Br. med. J. 3197. 558.

Een merkwaardige stamboom, waarin volgens de geslachtsbegrensde vererving slechts mannen behept zijn met aangeboren blindheid en wel 11 over drie opeenvolgende geslachten verdeeld. Eens brengt een vrouw het op haar beide en eens op al haar (drie) zoons over, een ander maal op 2 van de 6 zoons, een derde maal op al haar (drie) zoons en tenslotte op een der drie zoons. Theoretisch kloppen de getallen dus niet (Ref.). In de Vereenigde Staten hebben 38.7 % der congenitale blinden en 19.25% der blinden in het algemeen blinde familieleden.

P. J. WAARDENBURG

---

DIMITRY, F. J., 1921. *Hereditary ptosis*. Am. J. of Ophthalm. 4, 655.

Schr. geeft een stamboom van 5 geslachten, waarbij 21 van de 38 levende personen, ongeveer evenveel mannelijke als vrouwelijke, zonder overspringing eener generatie, waren behept met een ptosis, die veel weg had van blepharophimosis (vernauwde kleine oogspleet).

P. J. WAARDENBURG

---

ENGELKING, E., 1920. *Über familiäre Polycythämie und die dabei beobachteten Augenveränderungen*. Kl. M. f. Augenh. 64, 645.

Drie geslachten van de ziekte van VAQUEZ zonder hart- of nieraandoening of bloeddrukverhoging, maar met sterke verandering van het bloedbeeld. De erfelijke stoornis van de inwendige secretie die zich als systeemziekte („erythropoëtisches Apparat”) openbaart is een directe zonder sexevoorkeur. Ook de oogen vertoonen een eigenaardig fundusbeeld.

P. J. WAARDENBURG

---



FRIEDE, R., 1923. *Zur Klinik der Megalocornea*. Gr. Arch. f. Ophthalmol. 111, 393.

Het groote hoornvlies is volgens KAYSER en GRÖNHOLM een ziekte van mannen, die door gezonde vrouwen wordt overgebracht. Bij uitzondering (volgens K. 10 maal zoo zelden) dragen de vrouwen het kenmerk of is er directe erfelijkheid. FRIEDE vermeldt 3 geslachten achtereen van vrouwelijke personen, de jongste had een broer, eveneens met megalocornea. De grootste doorsnede bedroeg 13.5 à 13 m.M. (dwarse richting). De Schr. vergist zich wanneer hij zegt, dat de hydrophthalmus van de megalocornea verschilt omdat de eerste nooit indirect, maar steeds direct wordt overgeërfd. Integendeel! (Ref.). Uit een stamboom van MARTIN leidt schr. af, dat de microcornea altijd direct overerft. Hij verbaast zich dat de megalocornea dit ook niet doet, want — zegt hij — wij hebben gezien dat de onderste vleugel van de megalocornea nl. de excessieve hypoplastische vormen, eigenlijk microphthalmie zijn — en van deze weten wij, dat zij uitsluitend aan directe erfelijkheid onderworpen zijn. Hier verwacht de schr. allerlei dooreen: de microphthalmus is lang niet altijd direct erfelijk, er is wel verband tusschen microcornea en microphthalmus, maar niet iedere microcornea is tevens gepaard met microphthalmus, zoodat hier geen conclusie — en dan nog wel een foutieve — van het een op het andere gebied mag worden overgebracht. Uit het feit, dat Schr. zelf veel vrouwen met megalocornea waarnam, leidt hij af, dat de meening van K. over de frequentie bij de sexen daarom onjuist zou kunnen zijn, doordat abortieve vormen over het hoofd gezien zijn (er is nl. een sterke variabiliteit bij de grootte van het hoornvlies) en er zodoende toch nog meer directe erfelijkheid zou zijn, dan men meent.

Het zou dan echter (Ref.) wel merkwaardig zijn, dat juist vrouwen deze minimumvarianten vertoonen en de Schr. voelt zelf ook wel de onwaarschijnlijkheid van zijn gezegde, door de opmerking, dat dan toch nog een zeker indirect erfelijkheidstype bij te groote opvallende vormen niet te loochenen is. Omdat er dus zoowel directe als indirecte erfelijkheid is, moeten er verschillende soorten van megalocornea bestaan (de door Schr. gebruikte termen zijn niet gelukkig, over sexe-erfelijkheid wordt haast niet gesproken Ref.). Het belangrijkste uit het artikel is, dat de Schr. m. i. vrijwel bewezen heeft, dat de megalocornea een aandoening sui generis is, die noch een binnen het normale vallende reuzengroei vertegenwoordigt, noch een genezen hydrophthalmus voorstelt.

P. J. WAARDENBURG

GREEFF, R., *Flocculi am Pigmentsaum der Iris*. v. Gr. Arch. f. Ophth. 105. 134.

Ze zijn een atavistisch kenmerk, overblijfsel of onontwikkelde aanleg van het bij veel visschen en amphibieën schortvormig van den bovenpupilrand afhangend operculum pupillare, dat de pupil in licht nagenoeg afsluit en in donker nauwelijks aantoonbaar is (waarneming van 7 uitstulpsels bij 6-jarigen knaap). P. J. WAARDENBURG

---

H. VANDERBILT WÜRDEMANN, Hereditary reversion pigmentation of the eyelids with heterochromia of the iris. Am. J. of Ophthalmol. Dec. '20. 874.

Schr. zag in 1920 als getrouwde vrouw en moeder van 2 normale kinderen terug iemand, die hem als meisje van 16 jaar in 1911 voor het eerst raadpleegde. Destijds brunette, beiderzijds bruine oogen, links pigmentatie van de blauwachtige sclera, tevens in haar trekken een terugslag vertoonend tot het negertype, ofschoon haar ouders aangaven te behooren tot een Amerikaansche familie, waarin alleen Engelsch en Iersch bloed was ingetreden. Zij en haar vader hadden echter kurketrekker-haar, ovaal op doorsnee, en zij misten het schijfvormig nagelbedje (negerteeken!) In 1920 was haar uiterlijk meer Europeesch, de haren door lang borstelen golvend, de rechter iris was lichtbruin met duidelijke teekening, de linker donkerbruin zonder teekening, links is de sclera beladen met pigment en de conjunctiva toont pigmentvlekken (als bij oude neger). De achtergrond van beide oogen biedt geen kleurverschil. Een ovale huidzone, die de oogleden ruim omvat is blauwzwart in de laag van Malpighi. P. J. WAARDENBURG

---

HOWE geeft een bibliographie van 800 publicaties in the Eugenics Record Office of the Carnegie institute (Bulletin 21. Mai '21) over erfelijke ooganomalieën. In de Vereenigde Staten zijn 70.000—100.000 blinden, waarvan 5—10 % of meer nog door congenitale anomalieën, welke laatsten den staat  $\pm$  2 miljoen dollar jaarlijks aan onderhoud kosten. P. J. WAARDENBURG

---

KEYS, M. J., 1922. *Le gliome de la rétine*. Arch. d'ophth. 39, 553.

In dit opstel herinnert schr. aan de mededeeling van FUCHS, dat een congenitale ontwikkelingsfout reeds in het foetale leven ten grondslag ligt aan het glijoom. In de 3e maand is volgens TREACHER COLLINS het netvlies nog zoo weinig tot verschillende lagen gedifferentieerd, dat men het met het aspect van glijoom zou kunnen verwarren. BERRISFORD geeft een merkwaardig geval van erfelijkheid: THOMAS GROVER'S linker oog werd in 1859 op leeftijd van 5 mnd. weggenomen wegens glijoom. Bij zijn zoon Frank werd een oog op 3 jarigen leeftijd verwijderd — hij overleed op 15 jarigen leeftijd. Zijn dochter Béatrice kreeg 8 kinderen, waarvan de 3 eerste aan dubbelzijdig glijoom stierven, vier normaal waren en het laatste op 3-jarigen leeftijd aan dubbelzijdig glijoom succombeerde.

FUCHS vermeldt familiair voorkomen bij een kind van 4 en van 2 jaar.

NEWTON beschrijft een familie waar tien kinderen stierven aan glijoom en 16 normaal waren.

P. J. WAARDENBURG

LAGRANGE, H., 1922. *De l'atrophie optique héréditaire : maladie de Leber*. Arch. d'ophth.

Een 18-jarige jonge man en twee ooms van moederszijde (op een gezin van 8 kinderen: 3 mann. en 5 vr.). leden aan bovengen. ziekte, Schr. vond geen afwijking aan den schedel, met name niet aan de sella turcica. Het bloed vertoonde vertraagde coagulatie. LAGRANGE beschouwt het verloop der erfelijkheid bij haemophilie (bloedersziekte) en Leber's opticusatrophie als vrijwel gelijk, nl. nagenoeg sexebeperkt, door gezonde moeders op mannelijke kinderen overgebracht. Boven genoemde bloedeigenschap wijst ook nog op verdere relatie. Thyreoidine gaf verbetering op een oog van  $\text{Vis} = \frac{1}{10}$  tot  $\frac{1}{2}$  maar het andere oog ging achteruit. De meening van Herbert FISCHER, dat de nervus opticus mechanisch gekwetst wordt door een tijdelijke vergrooting van de hypophysis is onjuist, het klinisch beeld is er niet naar; van belang is echter dat hij de aandacht vestigde op endocrine stoornissen in verband met erfelijke oogzenuwontaarding, met name ook op het verband tusschen het uitbreken der ziekte en de puberteit of de menopause. De

hypothese van BERGER, dat onregelmatige groei van het wiggebeens-lichaam de oorzaak is (gegrond op radiografische opname in een familie), mede aanvaard door ZENTMAYER en J. TAYLOR heeft verder bewijs nodig.

P. J. WAARDENBURG

VAN LONDEN, D. M., 1924. *Familiaire spierdefecten (agenesie) in het gebied der nervi radiales*. N. T. voor Gen. 1924 I. 23. 2688.

In een gezin werden bij vader, twee dochters en een der twee zoons meer of minder uitgebreide symmetrische defecten gevonden van strekspieren der vingers. Dergelijke erfelijke spierdefecten zijn zóó zeldzaam, dat bij 190 door HIRSCHFELD in het handboek van LEWANDOWSKI besproken gevallen, slechts drie maal spierdefecten zijn waargenomen in dezelfde familie en wel door GREIF (vader en 2 zoons), FÜRSTNER (kinderen) en STECKE (vader en zoon).

P. J. WAARDENBURG

MOHR, 1921. *Einseitiger Retinitis pigmentosa*. Kl. Mon. f. Augenheilk. 927, 1921. Verein Augenärzte Schlesiens und Polens 30. IV.

Het linkeroog vertoont een typisch symptomencomplex: achterste schorsstaar, concentrische gezichtsveldbeperking, nachtblindheid, typisch fundusbeeld. Beiderzijds astigmatisme. Geen lues.

P. J. WAARDENBURG

RUMBAUR. *Über sternförmige Reste der Pupillarmembran auf der vorderen Linsenkapsel*. Kl. M. f. Augenheilk., 66, 737.

Beschrijving van bij 60 à 70-voudige vergrooting met de spleetlamp waargenomen vertakte kleurlooze tot lichtbruine figuren, die als dendriten onderling samenhangen en meest in de periferie van het pupilgebied, concentrisch bij den pupilzoom gelegen zijn in sikkels en halve-maanvormige, soms kringvormige bogen. Soms ook vorm van zegelringen. Ref. zag deze vormsels reeds in een zeer groot aantal gevallen van pigmentresten, en meent dat hun uiterlijk reeds hun congenitale afkomst verraaft, dat nl. secundair afgezet pigment nooit dezen vorm aanneemt.

P. J. WAARDENBURG

STRAAT, H. L., 1923. *Blauwe sclerae, fragilitas ossium en otosclerose*. Ned. T. voor Gen. 13 Jan. '23, 151.

Stamboom van 3 geslachten met 6 behepte personen (in twee gezinnen samen 5 abnormalen tegen 4 normalen). Bij stammoeder met zoon en dochter tevens otosclerose, 5 van de 6 personen hadden beenbreuken. De broosheid der beenderen is in deze familie niet sterk. De doofheid ontstond tusschen het 10e en 30e jaar.

P. J. WAARDENBURG

---

USHER, C. H., 1921. *A pedigree of microphthalmia with myopia and corectopia*. The Brit. J. of Ophthalmol. July 1921. 289.

De door USHER gevonden combinatie is zeldzaam. Schr. kon slechts 4 mededeelingen vinden van corectopie bij microphthalmus nl. die van HARMAN (man met halfzuster en 2 dochters), KRÜKOW (een van 2 micr. broers), ISCHREY, AMMON (een van 2 micr. broers e. a.) en slechts enkele van myopie. De meeste microphthalmi zijn oververziende. USHER meent dat bij zijn gevallen de bijziendheid aan te lange oogas moet worden toegeschreven en niet aan versterkte corneabreking (geval BECKER) of lenticonus posterior (geval MAYOV). Bij corectopie komt sterke myopie veel voor, wanneer ook de lens excentrisch ligt; dit was in den stamboom ook herhaaldelijk het geval. Hij omvat 59 personen, waarvan 11 abnormaal, als volgt verdeeld: 2 meisjes, hun moeder, grootvader en overgrootvader. Deze laatste heeft nog een abnormalen zoon, die het complex op drie dochters, een zoon en een kleindochter (via zieke dochter) overbrengt. De oogen vertoonen geen enkelen vorm van coloboom, de pupillen liggen steeds bovenbinnenwaarts, de iris geeft soms reliefverandering te zien, enkele lenzen vertoonen troebelingen; vijf maal is er nystagmus, 2 maal glaucoom; de gezichtsscherpte is gering.

P. J. WAARDENBURG

---

VOGT, A., 1921. *Über geschlechtsgebundene Vererbung von Augenleiden*. Akad. Vortrag Basel, Basl. Nachricht. 25 Dec. '21. No. 503.

Met KLEINGUTI vond VOGT op 700 schoolmeisjes 2 roodgroenblinden. Het eerste had zoowel een roodgroenblinden vader als een dergelijken

grootvader van moederszijde, de moeder was dus conductor. Het tweede was nog merkwaardiger: het heele gezin, vader, moeder, een zusje en een broertje, was roodgroenblind. In beide gevallen kwam dus uit wat theoretisch verwacht mocht worden.

P. J. WAARDENBURG

---

VOGT, A., 1923. *Über die pathologisch veränderte Iris*. VIII. Abschnitt aus Weitere Ergebn. d. Spaltl. Mikrosk. d. vord. Bulbusabschnittes. Gr. A. f. Ophth. Bd. 111, p. 91.

*Flocculusbildungen*. Flocculi zijn uitwassen van den pupilzoom, aan de bovenzijde der pupil, waarbij VOGT lamellaire en tubereuze vormen onderscheidt. Een bezwaar om ze met vormsels aan de paar-deniris (Traubenkörner) te vergelijken bestaat hierin, dat de laatste ook bindweefsel bevatten (BOCK, VOGT). Ze hebben een breeder basis; of de gesteelde flocculi extreme varianten zijn, moet nog onderzocht worden. VOGT kon uit eigen ervaring (12) en uit de litteratuur nagenoeg alleen gevallen bij mannen vinden nl. samen 22 of 26, bij mannen en knapen, 2 zonder aangifte van geslacht, 1  $\times$  een vrouw (STÄHLI) en persoonlijk 2 vrouwelijke. Hij acht het mogelijk dat de flocculi bij den mensch aan de sexe gebonden zouden zijn en laat dit door FRÖHLICH onderzoeken. De opvatting van VOGT is deze, dat flocculi een excessieven normalen toestand voorstellen. Normaliter toch komen aan de achterzijde van de iris in de omgeving van den pupilzoom radiaire en dwarse plooien voor, die de pupilrand niet bereiken en de oppervlakte onregelmatig maken. Groeien ze sterk uit, dan zouden ze de pupilzoom kunnen omvatten en komt er dan nog een vergroeing met de „Krause” of haar uitloopers tot stand, dan kunnen mesenchymdraden den flocculus die lamellair is omvatten en onregelmatig uit elkaar trekken en den tubereusen vorm veroorzaken. VOGT meent dat ook het ectropion uveae congenitum dikwijls niet van den pupilzoom uitgaat, maar van de achtervlakte en met de pupilzoom een goot vormt. Ook kan op deze wijze, bij niet omgrijpen, een dubbele pupilzoom ontstaan, die VOGT familiair bij twee broers vond.

In hetzelfde opstel geeft VOGT een stamboompje van 3 geslachten van een glaucoomfamilie, waarin 5 personen (resp. 74, 49, 47, 16, en 21 j.) lijdend zijn en 2 hooge spanning vertoonen (15 en 13 j.).

P. J. WAARDENBURG

---

VOSSIUS. *Über die Bestsche familiäre Makuladegeneration*. v. Gr. Arch. f. Ophth. 105.

Uit kerkboeken is Schr. teweten gekomen, dat de door BEST beschreven gevallen van familiale maculadegeneratie afstamden van verwanten-huwelijken. De stamvader huwde tweemaal. Zoowel nakomelingen uit het eerste huwelijk (de vrouw was zelf in de 3e graad verwant), sloten verwanten huwelijken als vooral die uit het tweede. Bij velen ziet men ooggebreken: cataract, kleurenblindheid, nystagmus, pigmentdegeneratie, eens zelfs glioom. In een zijtak komen 6 gevallen van dubbelzijdige macula-aandoening voor (roode tot geelroode haard met donkere randzoom, nu en dan met witte vlekjes omgeven).

P. J. WAARDENBURG

---

WALTER BAER WEILDER, 1922. *Concerning congenital coloboma of the lens*. Am. J. of Ophth. Juni '22. 465.

Erfelijkheid en consanguiniteit spelen geen rol. Het lensdefect kan in iedere richting voorkomen, en is meestal eenzijdig. GUNN. (Tr. O. Soc. 24.'04 86) publiceerde een dubbelzijdig geval. KÄMPFFER verzamelde in '99 32 gevallen. 't Is nog al eens gecombineerd met coloboma van iris en vaatvlies. In schr.'s geval mankeerden deze en bestond microcornea. De theorie van HEYL zoekt de verklaring in een plaatselijke stoornis in de vaatvorming van de embryonale lenskapsel, die van HESS juist in het omgekeerde: druk door overmatige woekering of onvolledige reductie van dit weefsel. Tegen de laatste theorie pleiten het steeds ontbreken van andere vaatresten (art. hyaloidea en pupilvlies). Er is vaak tevens dislocatie (plaatselijke afwezigheid van zonulavezels.?)

P. J. WAARDENBURG

---

WESSELY, K., *Beiträge zu den Wachstumsbeziehungen zwischen dem Augapfel und seinen Nachbarorganen*. v. Gr. Arch. f. Ophth. 105, 491.

Schr. verwijderde bij het konijn de klier van HARDER in de derde levensweek en vond in de 9e maand aan dien kant een kleinere orbita en licht vergroot oog. Verwijdering van den musc. rectus superior gaf geen hoornvliesverkrumming, wanneer het plaats had zonder dat de conjunctiva-zak beschadigd werd en wel bij tenotomie ervan, na losmaking van de conjunctiva (vroegere proeven).

P. J. WAARDENBURG

## REGISTER.

- Aardappel, aucubabont 11, bastaardeering 8v., bladrolziekte 3, 10, chromosomen 91, genotype 7vv., *Hypochnus Solani* 11, knopmutatie 1-123, krulziekte 15, modificeerbaarheid 9vv., mozaikziekte 3, 10, pseudohereditaire ziekten 11, *Rhizoctonia Solani* 11, Ringvuur 16. Aardappelziekten 10vv. AARONSOHN 312v., 326. ABELSDORFF 338, 381. *Abraxas grossulariata* 386, 389. ACH 554. ADAMS 347, 381. *Aegilops cylindrica* 316v. *Ae. ovata* 315, 316v., Agenes'e 558. AITKEN 2. Alabaster (Aardappel) 23, Id. x Klio 98. Alaska-tarwe 292. ALLEN, E. 326. ALLEN, J., 426, 461. Ally (bolters) 52. *Alytes obstetricans* 551, 552. Amblyopie .... Amby-tarwe 292. ANDERSSON 471, 483. Aniridie 338, 361, 372. Annulus minor 341. Anthocyaan (aardappel) 70, 77, 88. Anthocyanin 116. *Antirrhinum* 126, Id. *aurea*-bladig 128. ANTONELLI 356, 381. Ardjoeno (sugar cane) 497, 512, 516, 517, 519, 521. *Argemone mexicana* x *grandiflora* 424. ARKELL 396. Arron's Chief (Bolters) 52. Arran's Victory 24, 30, 70. Artbegriff 211 ff., 213-219. Arteria hyaloidea 361, 371. ASCHERSON u. GRAEBNER 149, 202, 219, 311, 326, 475, 483. Ashleaf (aardappel) 27. Atrophia maculosa cutis 285. AUBINEAU 285. Aucubabont (Aardappel) 11 AXENFELD 338. BAAS 371, 381. BACH 368, 381. BADAMUS 244. BAHK 347, 381. BAILLART 347, 381. BAIS en VERHOEFF 553v. BALLY 326. Bandjarmassin hitam (sugar cane) 497, 498, 499, 512, 516, Id. x Loethers 503 sq., 513, 525. Bankantam 228 sq. (Id. x Sonnerati) ♀ x Tem-minckii ♂ 274 sq. BANNIER 494. BARGE 437, 461. BARRETTO 347, 381. BATESON 402, 429, 435, 461. Batjan (Sugar cane) 497, 499, 512, 525. BAUMANN 28, 118. BAUR 87, 88, 90, 118, 417, 461. BAUR-FISCHER-LENZ 491, 492. Beauty of Hebron (aardappel) 20, Id. White 20. BECK 475, 483. BECKER 285, 369. BEEBE 231, 257. BEER 522. BEHAGUE 286, 487, 492. Bekisar = *Gallus aeneus* 267. BELLING 133 f., 296, 320, 326. BERGMEISTER 338, 381. BERRISFORD 557. BEST 337, 340, 381. BEYERINCK 305, 311, 312, 326. BIERENS DE HAAN 383-390. Bintje (aardappel) 23. Bismark (aardappel) 24. BLAAUW 229, 234 sq. Black Cheribon (Sugar cane) 499, 500-502, 01 (figs) 512 sq., 526, Id. x Batjan 503, Id. x Kassoer 515. Blackman ...., 118. BLAKESLEE 87, 118, 320, 326. BLARINGHEM 418, 461. BLATTNY 473, 484. Blauwe Reuzen (aardappel) 33. Blauwe sclerae 285, 286, 559. BLEGARD 285. BLOCH 488. BLOCKI 182. BOCK 369. BOEKE 493. Böhms Erfolg (aardappel) 70. Bole Zögling (aardappel) 22. Bolters 51v., 89. Bonaparte 227. BORBAS 483. BORGSTAMM 522. BORNMULLER 483. BORZI 483. BOURICIUS 480. BOYD 286. BRADBURN 487. BRANDT 26, 32, 118. BRAUN-BLANQUET 483. Bravo (aardappel) 47-50, 52, 79, besvorming 85, groene 48, 103, hoeveelheid poters 110, late gele 49, late groene 48, vatbaarheid voor *Phytophthora* 49, vroege groene 49. BREITBACH 356, 381. BREMER 319, 326, 497-526, 466, 477, 483. BRESGEN 347, 381. BRIDGES 88, 118, 405, 417, 418, 461, 534. BRIERLEY 31, 118. BROEKEMA 32, 118. BROGNIART 539, 548. BROILI 28, 118.



- BRUYN, DE, 150, 151, 153, 200, **219**.  
 BRYN 534.  
 BUCHANAN 31.  
 BUFFON 308.  
 BUPHTHALMUS 361.  
 BURGER 480, **483**.  
 BURSTENBINDER 338.  
 BÜSGEN 465, 473, 478, 480, **483**.  
*Callunae* (ras van *Lasio-campa quercus*) 387.  
 CANDOLLE, DE, 310, 326, 464, 466, 477, 483, 539, **548**.  
 CANNON 522.  
*Capsella* 548.  
 CARRIERE 4, 6, 18v., 27, 90, 114, 117, **118**.  
 CASTLE 406, **461**.  
*Catalaunica* (ras van *Lasio-campa quercus*) 387.  
 Chardon (aardappel) 19.  
 CHARLES 347, **381**.  
*Cheiranthus Cheiri gynanthus* 537-548.  
 CHITTENDEN 3, 17, 25, **118**, 548.  
 CHODIN 338.  
*Ciona intestinalis* 551.  
 CISSEL 369, **381**.  
 CLELAND 283-284.  
 Coenomerie 133.  
*Colaptes* 426.  
 COOK **326**.  
 Corectopia 559.  
 Cornea plana 341.  
 CORRENS 88, **118**.  
 COUTINHO 466, **483**.  
 CRAMER 4, 21, 114, **119**.  
 Crophthalmus 361.  
 CROUZON 286, 487, 488, **492**.  
 Czapek 75, **119**.  
 DABER 92.  
 DAHLGREN 548.  
 DAMIANOS 347, 356, **381**.  
 Danser 145-220, **219**.  
 Dansmuizen 432v.  
 Dansratten 433v.  
 DARWIN 4, 6, 15, 19, 27, 83, 84, 90, 96, 114, 117, **119**, 221, 246, 388, 401, 412, 414, 435.  
 DAVENPORT 396, **461**.  
 DEHENNE 347, **381**.  
 Delicatesse (aardappel) 22.  
 Deodora (aardappel) 24.  
 DEPAPE 467, **483**.  
 DEWAR 414v., **461**.  
 DIMITRI 487, 554.  
 DIX 15, **119**.  
 Djamprok (Sugar cane) 500, 513, Id. × Loethers 504 sq., 513, 525.  
 DONCASTER 461.  
*Draba* 494.  
*Drosophila* 126, mutaties 417.  
 DUDLEY 290.  
 DUGDALE 461.  
 Duiven (psychische eigenschappen) 430.  
 Duke of Albany (aardappel) 20.  
 DURAUT-TOUFESCO 286vv.  
 DUREAU DE LA MALLE 310, **326**.  
 v. DUYSE 386.  
 Dwergmuis (Australische) 433.  
 Dyscorie 338.  
 Early Ohio (aardappel) 22, 23.  
 Early Rose (aardappel) 21.  
 Early Sunrise (aardappel) 22.  
 EAST 8, 10, 17, 22, 84, 117, **119**.  
*Ectopia lentis* 347vv., pupillae 338vv., 362, pupillae et lentis 356vv.  
 Edzell Blue (aardappel) 21, 24.  
 Eerstelingen (aardappel) 51.  
 Acerbont 51, opbrengst versch. Stammen 100.  
 EHA 337, 347, 356, **381**.  
 Ehnola (aardappel) 26.  
 Ehrenberg .. **119**.  
 Eigenheimer (aardappel) 13, 25, 33-43, 70, 71, 72v., 75, 115v., besvorming 85, opbrengst 99v.  
 Eigenheimer, Besdragende, 38, Blauwe, 37, 54-60, 71, 72v., 88, 103, (terugslag:) 83, 102, Bontbladige, 40, Bonte blauwe, 37, 61-63, 72v., 88, (terugslag:) 83, 102, Bonte blauwkop, 38, Bruine, 38, 72, 103, Bruine blauwkop, 72, Frambozenblad, 42, 67, 101, 103, 110, Goudrandjes, 41v., 63-67, 96, 103, (terugslag:) 83, 102, hooge en lage groeiwijze 43, Late rijkbloeiende, 38, Loofkelken, 39, 103, mannetjes, 34-37, 60-61, 83-89, 95, 103, Niet-bloeiende, 39, Tomatenblad, 41, vorm met dochterknollen 41, vorm met kortere Stolonen 43, 95.  
 Elimination 124-144.  
 ELSCHNIG 367.  
 EMERSON 87, 88, **119**.  
 Endurance (aardappel) 23.  
 ENGELKING 554.  
 ENQUIST 473.  
 Entbastaardeering 92.  
 Epibullair dermoid 361.  
 ERDTMAN 471, 479, **483**.  
 Erica (aardappel) 43.  
 ERNST 319, **327**, 480, 523 sq.  
 Erste von Frömsdorf (aardappel) 92.  
*Erysiphe graminis* 308, 309.  
 ETTINGSHAUSEN 464, 465, 466, 467, 477, **483**.  
 Eugenetica 435 vv.  
 Evolutieprobleem 414 vv.  
 FABRE 315.  
 FAITH 356, **381**.  
 FARMER and DIGBY 319, 327.  
 FEKETE 473, **484**.  
 FENN 20.  
 FERRERO 383, 390.  
 Fidji (Sugar cane) 497, 498, 499, 512 sq.  
 FIFE 30, 89.  
 FILATOW 355, **381**.  
 FINN 414 v., **461**.  
 FISCHER, E, 451, **461**.  
 FISCHER, M 15, **119**.  
 FISCHER-BENZON 471, **484**.  
 FISH 20.  
 FLEISCHER 367.  
 FLIERINGA 487, **492**.  
 Flocculus 556, 560.  
 FOLSOM 11, 26, **119**, **121**.  
 Fortyfold (aardappel) 19.  
 Fragilitas ossium 559.  
 Franschen (aardappel) 33, 70.  
 FRETS 526-536.  
 FREULER 473.  
 FRICKHÖFFER 337, 356, **381**.  
 FRIEDE 341, **381**, 555.  
 FRITSCH **219**.  
 FRUWIRTH 28, 84v., 117, **119**.  
 FUCHS 337, 376, **381**, 557.  
*Gagea lutea* 319.  
*Gallus aeneus* 264, *Bankantam* × *Sonnerati* 228 sq., *bankiva* 226, *furcatus* 256sq  
*Lafayetti* 221, *Temminckii* × *bankantam* 264 sq., *varius* × *bankantam* 261 sq.  
 GAMS 464-486, **484**.  
 GATES 319, 320, **327**.  
 GAUDIN 467, 470, **484**.  
 GEERTS 134.  
 Geheimrat Appel (aardappel) 92.  
 Geldersche risweittarwe 295, 302.  
 Geoffroy St. Hilaire, principe van, 387.

- „Gewone gele” aardappel 19  
GINSBURG 487.  
GIRARD 17, 119.  
GISEVIUS 7.  
Glagah (sugar cane) 497,  
514, G. alas troeno 514 sq.  
Golden Duckwing 244.  
Golden wonder (aardappel)  
25.  
GOLDSCHMIDT 87, 88, 119,  
454v., 461.  
GOLINSKI 289, 303, 327.  
GOODRICH 12.  
*Gossypium Barbadiense* ×  
*herbaceum* 522.  
V. GRAEFE 356, 368, 381.  
GRAHAM CANON 300, 327.  
Great Scot (aardappel) 25,  
bolters, 52, 89.  
GREEFF 556.  
Green German New Guinea  
(sugar cane) 497, 512, 520.  
Green mountain (aardappel)  
26.  
GRIFFIN-LEWIS 347, 381.  
GRINNELL 462.  
GROB 356, 381.  
GRÖNHOLM 555.  
GUENSE 488.  
GUTHBERTSON 21, 28.  
GUYER 418 v., 462.  
  
HAECKER 133.  
HAGEDOORN 267 sq, 405,  
462.  
HAGEDOORN-VORSTHEU-  
VEL LA BRAND 401-463.  
HAGER 473.  
HAUSKNECHT 150 f., 154,  
219, 311.  
Hautatrophie 285.  
HAXTHAUSEN 285.  
HECKEL 17, 119.  
HEDLUND 15.  
Hendrik (aardappel) 23.  
HEER 467, 470, 484.  
HEILBORN 319, 327.  
HEMPEL 484.  
HERIBERT NILSSON 124.  
Hero 90.  
HERTWIG 402, 462.  
V. HERWERDEN 553.  
HESS 355, 361, 369, 371,  
381, 561.  
Heterochromia levior 362.  
HEYL 369, 381, 561.  
V. HIPPEL 337, 368, 373,  
381.  
HIRSCHFELD 553.  
V. d. Hoeve 369, 381.  
HOFFMANN 473, 484.  
HOLMES 462.  
Homosexualiteit 455.  
Honden (Psychische eigen-  
schappen) 429.  
  
HONING 407, 462.  
Hoodedness 406.  
Hoofdindex 526-536.  
HOUWINK 221 ff.  
HOWE 556.  
HUBERT 347, 382.  
HÜTTEMANN 487, 492.  
Hyacinth 523.  
*Hypochnus Solanum* 11.  
  
ILTIS 494.  
Imperiaal-tarwe 295, 302.  
Industrie (aardappel) 23,  
26, 27, 50, id. witbloeiend  
50, id. Blauwe, 23.  
Inteelt 452.  
*Ipomoea purpurea* 90.  
Iriscoloboom 338, 362.  
Isohaemagglutinatie 553.  
ISSLER 473, 484.  
  
JACKSON 21, 28.  
JEFFREY 480, 484.  
JENKINS 423v.  
JENNINGS 5.  
JESSEN 484.  
JESWIET 498, 499, 512.  
JOHANNSEN 5, 409, 462.  
JOHNSON 222 sq.  
JORDAN 5.  
Jubelkartoffel 51.  
JUEL 522.  
  
KAMMERER 549-552.  
KARTHAUS 498 f.  
Kassoer (Sugar cane) 497,  
514.  
KAYSER 555  
Kemp's Potato 19.  
Kernchimerie 284.  
KERNER 480, 484.  
KEYS 557  
KEYSER 347, 381.  
KIENITZ 480, 484.  
KIHARA 293, 327.  
KING 452, 462.  
King Edward (aardappel)  
13, 21, 26.  
KIRSCHNER 473.  
KITTLAUSS 22, 27, 119.  
KLEIN 477, 484.  
Klio (aardappel) 23, 98.  
KNIGHT 2.  
Knochenbruch 285.  
Knopmutatie (aardappel)  
1-123, beschouwd als ver-  
liesmutatie 84.  
KOELREUTER 218.  
KOERNICKE, F., 296, 305,  
310, 313, 315v, 327, 522.  
KOERNICKE, M., 289v., 296,  
303, 327.  
Koesoemo (Sugar cane) 500,  
504 sq. 505 (figs), 513, 526.  
Komplextheorie 125.  
  
Königsnieren (aardappel) 26  
KOOLMAN 283, 493-496,  
549-552.  
Korectopie 337, 340 ff.  
KOYANAGI 367.  
KRAŠAN 464, 465, 466, 467,  
475, 477, 479, 482, 483,  
484.  
Krinkelziekte (aardappel) 10  
KROON 391-400.  
Kruising (als evolutie-prin-  
cipe) 415vv.  
Krulziekte (aardappel) 15.  
Kuckuck (aardappel) 92.  
  
La Bretonne (aardappel) 22,  
LAGRANGE 557.  
Lahaina (Sugar cane) 499,  
502 (fig.), 512sq., 519sq.,  
525, Id. × Fidji 506.  
LAMARCK 388.  
LANDOLT 288, 475, 484.  
LANG 407, 462.  
*Lapathum* 148, 213 ff.  
*Laponica* (ras van *Lasio-  
campa quercus*).  
Lapstone (aardappel) 20.  
*Larix decidua* 521.  
LASCH 475, 484.  
*Lasiocampa quercus* 386v.  
LAURENT 406, 467, 477,  
478, 479, 484.  
LEHMANN 125.  
LEMBKE 23.  
Lencoloboom 361, 561.  
LENZ 490.  
LESLEY 25, 30.  
LEVINSOHN 367.  
Lidcoloboom 361.  
*Lilium Martagon* 522.  
*Linaria maroccana* 133.  
LINKE 310, 327.  
LINNE 211, 465.  
V. LOCHOW 22, 25v., 96vv.,  
119.  
LOEB 405, 462.  
Loethers (Sugar cane) 497,  
499, 502 (fig.), 512sq.,  
525.  
LOEW 473.  
V. LONDON 558.  
LOTSY 204ff., 212, 217, 218,  
219, 284, 420, 462, 480,  
484.  
LOTSY and KUYPER 221-  
282.  
LUNDBERG 23, 98.  
V. LUYK 23, 63, 119.  
*Lymantria dispar* 387.  
  
MAAS 338.  
MACDOUGAL 418, 462, 480,  
484.  
McINTOSH 25.  
MACKELVIE 24, 30, 31, 119.

- MACNAUGHTON 356, **381**.  
 Macula-degeneratie 285, 286, 561.  
 Magdeburger Blaue (aardappel) 26.  
 Mannetjes vid. Eigenheimer  
 MANZ 369, **381**.  
 MARLOW 347, **381**.  
 Marquis-tarwe 292.  
 Martins Amber (tarwe) 291.  
 Marjolin (aardappel) 18.  
 MARSCHAL 320.  
 MARTY 466, 467, 478.  
 MASTERS 543v., **548**.  
*Matthiola annua* 141f., 417v.  
 Megalocornia 555.  
 MEISSNER 367, 369, **381**.  
 Membrana papillaris persistens 340.  
 Mendel 5, 494, **463**.  
 MEYER 149.  
 Microcornea levior 362.  
 Microphakia 352.  
 Microphththalmus 361, 371.  
 Microphththalmia 554, 559.  
 Mid Lothian Early (aardappel) 51.  
 Millioen-tarwe 295, 302.  
*Mirabilis* 132 f.  
 MITFORD 221.  
 MOHR 88, **119**.  
 MOHR 558.  
 DE MOL, W. E., 91, **119** 320, **327**, 523.  
 DE MOL, W., 289–336.  
 MOLISCH 75, **119**.  
 MOOREN 356, **381**.  
 MORGAN 130, 396, 417, 418, 463.  
 MORGENTHALER 480, **484**.  
 MORTON 347, **381**.  
 MOSS 465, 478, **485**.  
 MUIZEN, immuniteit tegen *Staphylococcus*, 556v., psychische eigenschappen 430vv.  
 MULES 347, **381**.  
 MÜLLER 88, **119**v.,  
 MULLER 130.  
 MURBECK 151, 152f., **220**.  
*Mus musculus* 434, *sylvaticus* 434, *Wagneri* 434.  
 Mutatie 87, 415 vv.  
 Myopie 286vv., 559.  
 NAKAO 290, 303v., **327**.  
 NATHANSON 367.  
 NEMEČ 319, **327**, 521.  
 NEWTON 557.  
 New Variety „Z” × Oude Zaaier (aardappelen) 70.  
 NICOLAEWA 293v., **327**.  
 NIEDEREGGER 338, 371, **381**.  
 NILSSON EHLE 87, 91, **120**, 407v., 417, 463.  
 NOLL 424.  
 Northern Star 21.  
 Nystagmus 288, 361, 363.  
 OBERTHÜR 116, **120**.  
 OBERSTEIN 23, 92, **120**.  
 OELKERS 480, **485**.  
*Oenothera* 417, 418, Elimination in *O.* 417, 418, *O. albigracilis* 141, *albilaeta* 137, *albiwetutina* 137, *bien-nis* 132, 135ff., 283, 522, *biennis Chicago* 141, *coerulea* 139, *erythrina* 128, *fallax* 137, *franciscana sulfurea* 283, *gracililaeta* 131, 138ff., *gracilivelutina* 131, 138ff., *grandiflora* 129, *homodecepta* 128, *Lamarckiana* 128, 129f., 134ff., 318, *muricata* 130ff., 135, 137ff., 141, 283, *muricatoides* 141, *murilaeta* 131, 139ff., *murivelutina* 131, 139, *oblonga* 283, mut. *ochracea* 129, *rubiennis* 141, *rubivelutina* 137.  
 Onward (aardappel) 20.  
 OORTWIJN BOTJES 3, 11, 79, 105, 114, **120**.  
 Ophthalmoplegie 286, 487–492.  
 Opticusatrophie 557.  
 Opticus-coloboom 361.  
 ORTON 31, **120**.  
 Osteopsathyrosis 285, 286.  
 Otosclerose 559.  
 V. OTTINGEN 369.  
 OVERTON 289, **328**.  
 Paarungsgenossenschaft 204–209.  
 PAGENSTECHER 370.  
 PARKER 347, **381**.  
 PARMENTIER 1v.  
 Parnassia (aardappel) 24.  
 PATON 347, **381**.  
 Paul Kruger (aardappel) 50.  
 PAULSEN 29, **120**.  
 PEARL **463**.  
 Pennsylvania (aardappel) 23.  
 PERCIVAL 293, 312, 314vv, **328**.  
 Periklinaal-chimaeren 87.  
 Peters 338, 355, 356, 357, **381**, 488, **492**.  
 PETHYBRIDGE 3, 114, **120**.  
*Petunia* 420.  
 Phoenix (aardappel) 92.  
*Phytophthora infestans* 3, 17, 90, 96.  
 PICHLER 367.  
 PICTET 383–390.  
 PINCKARD 355, **381**.  
 Polycythämie 554.  
 Polycorie 338.  
 Polymerie, heteromere, = Coenomerie.  
*Porthesia similis* 383vv.  
 v. Post 472, **485**.  
 Pousse debout (aardappel) 18.  
 Preston-tarwe 292.  
*Primula Kewensis* 319.  
 PRINGLE 8.  
 Professor Wohltmann (aardappel) 22, 25, 43, 91v., 96v.  
 Pseudo-hereditaire ziekten (aardappel) 11.  
 Psychische eigenschappen, erfelijkheid, 428vv.  
 Ptosis 554.  
*Puccinia triticanica* 308, 309.  
 PUFÄHL 356, **381**.  
 PUNNETT 247, 251.  
 QUANJER 3, 11, 15, 17, 25, 39vv., 50, 51, 79, 105, **120**.  
*Quercus ulpestris* 465, *amplifolia* 468, *apennina* 466, 477, *asterotricha* 477, *aurea* 482.  
*Q. borealis* 465, *Boulei* 467, *brutia* 468, *budensis* 477, *Q. Cardanii* 468, *Cornaliae* 467, *Cupiana* 468, *Q. deuterogena* 468, *devensis* 477.  
*Q. Esculus* 468, *Etymodryis* 467, 468, *extensa* 477.  
*Q. Fallopiana* 468, *Furuhgelini* 467.  
*Q. germanica* 465, *glabrescens* 477, *groenlandica* 467, *Q. Haas* 466, 477, *helvetica* 475, *Hirciana* 477, *hispanica* 467, 468, *hybrida* 477.  
*Q. Ilex* 465, 469 (fig.), 470, *Ilex* × *Robur* 469 (fig.), *infectoria* 465, *intercedens* 477, *intermedia* 477.  
*Q. Johnstrupii* 467, 477, *Q. Kanitziana* 477, *Kerneri* 477.  
*Q. Lamottei* 468, *lanuginosa* 465, *Lucumonium* 467, 468, 469 (fig.), *lusitanica* 465, 467.  
*Q. mammothii* 470, *mongolica* 467, *Mirbeckii* 465, 467, 468, 470, id. *antigua* 468.  
*Nimrod* 467, *Q. palaeo-pubescens* 468, 470, *Parlatorii* 467, *pedunculata* 465, *pendulina* 477, *persica* 467, *prasina* 468, *pseudocastanea* 468, *pseudorobur* 467, *pubescens* 465,

- 467, 469, (fig.), 470, 473, 475, 477, 478, (fig.), 479 (fig.), *pubescens* × *sessiliflora* 476 (fig.), 477, 478 (fig.), 479 (fig.), *pyrenaica* 468.
- Q. regia* 467, *Robur* 465, 466, 470ff., 473, 474 (fig.), 475, 477, 479 (fig). *Robur* var. *brevipes* 477, var. *puberula* 477, var. *Etlingeri* 477, var. *pubescens* 477, *Robur pliocenica* 468, 469 (fig). 470, *Robur* × *pubescens* 466, 474 (fig.), 477, 478 (fig.), *roburoides* 467, 469 (fig.), 470, *rosacea* 477,
- Q. Sauteri* 477, *Scillana* 467, *senogalliensis* 468, *sessiliflora* 464-486, 474 (fig.). 478 (fig.), 479 (fig.), „*sessiliflora*” 469, (fig.), 470, *sessiliflora fossilis* 468, 470, id. var. *pinnatifida* 477, *sessiliflora* × *Robur* 477, *sessilis* 465, *Simonkaiana* 477, *Streimii* 475, 477, 482, *Subcrenata* 468, *Sub-Robur* 468,
- Thomasi* 468, *Tommasinii* 477, *Venturii* 467.
- Ratten 406, 416 v., huisrat & boomrat 426, Psychische eigenschappen 430v.
- RAUNKIAER 218, **220**.
- RAY 216ff.
- RECKINGER 154 **220**.
- Rector of Woodstock (aardappel) 20.
- Red Genealogical tarwe 291
- Regent (aardappel) 19.
- REICHENBACH **220**.
- RENNER 125, 130, 134.
- Retinaglioom 557.
- Retinitis pigmentosa 558.
- Rhizoctonia Solani* 11, 16v.
- Ringvuur aardappel, 16.
- ROBB, W., 24, 31, **120**.
- Rogmann 369.
- Roode Star 14, 43-47, 70, 74v., 79vv., 91, besvorming 85, opbrengst 98, budmutants 116.
- Roode Star × Franschen 70
- Roode Star, Bonte, 44, 68, 74, 102, 103, Donkere, 46, Groene, 45, 68v., 74v., 101, 102, Hooge, 45v., Hoogroode, 46, Late donkere 47, Lichte, 47, Witte, 44v., Roodgroenblindheid 559 v.
- Rothaut (aardappel) 23.
- ROUX 403, **463**.
- RUMBAUR 558.
- Rumex abortivus* 164f., 202, *acetosa* × *alpinus* 202, *acutus* 149, 153, 156, 158, 161f. 171ff., 202, 215, *acutus latifolius* 149, *acutus pratensis* 161, 173, *acutus subobtusifolius* 174ff., *alpinus* × *arifolius* 202, *alpinus* × *obtusifolius* = *Mezei*, *aquaticus*-*Bastarde* 153, 156, *aquaticus* × *crispus* = *conspersus*, *aquaticus* × *domesticus* 149, *aquaticus* × *Hydrolapathum* = *Maximus*, *aquaticus* × *obtusifolius* = *platyphyllus*.
- R. Borbasii* 182.
- R. conglomeratus* 128, 157, *congl.* × *crispus* = *Schulzei*, *congl.* × *maritimus* = *limosus* *congl.* × *obtusifolius* = *abortivus*, *Congl.* × *stenophyllus* = *Niesslii*, *conspersus* 149, 154, *Crispus* 154, *Crisp.* × *domesticus* = *propinquus*, *crisp.* × *Hydrolapathum* = *Schreberi*, *crisp.* × *obtusifolius* = *acutus*, *crisp.* × *sanguineus* = *Sagorskii*, *crisp.* × *Stenophyllus* = *intercedens*, *cristatus* 149.
- R. dentatus* 148, 156, 190f., *dent.* × *maritimus* = *Kloosii*, *dent.* × *obovatus* = *Thellungii*, *Didericae* 155, 167ff., 203, *domesticus latifolius* 149, *dom.* × *obtusifolius* = *hybridus*.
- R. erubescens* 188f.,
- R. fennicus* 219.
- R. hagensis* 188f., *Heimerlii* 219, *heteranthos* 184 f., *heterophyllus* 149, *hybridus* 159f., 202, *Hydrolapathum* -*Bastarde* 153, 156.
- R. intercedens* 163f.
- R. Kloosii* 155, 166.
- R. limosus* 149, 155, 183f., 203.
- R. maritimus*, 148, 156, *mar. Bastarde* 153, 155, *mar.* × *obovatus* = *Didericae*, *mar.* × *stenophyllus* = *stenophylloides*, *maximus* 149, 153, 156 f., 186ff., 203, *Mezei* 181f., 203.
- R. oepalensis* 158, *Niesslii* 185.
- R. obovatus* 156, 190f., *obtusifolius* 148, 155, 158, *obt.* × *paluster* = *Steinii*, *obt.* × *Patientia* = *erubescens*, *obt.* × *pulcher* = *ogulinensis* 165f., 200, 202.
- R. paluster* × *stenophyllus* = *heteranthos*, *Patientia* × *pulcher* = *hagensis*, *persicarioides* 148, *platyphyllus* 184, 203, *pratensis* 149, *propinquus* 149, 159f., *pulcher* 158,
- Sagorskii* 157f., *sanguineus* 148, 157, *Schreberi* 162f., *Schulzei* 157f., 185f., *silvester* 148, *Steinii* 149, *Stenophyllus* 155, *stenophylloides* 155.
- Thellungii* 156, 169ff., 188-200, 203, 215 f.
- Rupsen (winterrust) 383vv.
- Saccharum* 497ff.
- Säcksische Zwiebel (aardappel) 27.
- SAKAMURA 291, 304, **328**, 521.
- SALAMAN 3, 8, 25, 30, 84, **120**.
- SAMELSOHN 368.
- SÄNGER 487, **492**.
- SAPORTA 467, 470, **485**.
- Sapporo-tarwe 291.
- SAUNDERS 417v., **463**.
- SAX 292, 304, **328**.
- SCHALOW **485**.
- SCHANDER 15, 22, **120**.
- SCHAUMBERG 356, 381.
- SCHNEIDER 475, **485**.
- SCHROTER 473, **485**.
- SCHULZ en FOLSOM 11, **121**.
- SCHULZ 309, 311, 314v., 318, 328.
- SCHUR 465, 475, **485**.
- SCHWARZ 356, **381**.
- SCHWEINFURTH **328**.
- Sebright Bantam 246.
- Secale cereale* × *Triticum vulgare* 308.
- SEEFELDER 361, 367, 368, 371, 376, 381.
- SELLEGER 500.
- SEMPOLOWSKI 27.
- SERNANDER 470, 475, **485**.
- SEYDEL 338.
- SHAMEL 6, **121**.
- Sharpe's Victor (aardappel) 20.
- Shirokawashiro-tarwe 291.
- Sicula* (ras van *Lasiocampa quercus*) 387.
- SIEBEN **328**.
- SIEMENS 337, 338, 347, 356v 362, 381, 488, 490f., **492**.
- Silezia (aardappel) 13.
- Silver Hill (aardappel) 22.
- Silver partridge bantam × *Gallus aeneus* 271sq.
- SIRKS 25, **121**, 537-548.

- Slowaaksche landtarwe 295.  
 SMITH 418v.  
 SNELL 7, 13, 23, 28, 92, 121.  
 SOLMS LAUBACH 313, 315, 329.  
 Sonnerati 228 sq.  
 SONNINI 227.  
 Sorbus *Aria* × *aucuparia* 481 f.,  
*S. Suecica* 481f., *fennica* 481, *Mougeottii* 482.  
 SOUS 347, 381.  
 SPIECE 347, 381.  
 SPILLMAN 291, 329.  
 Squarehead-tarwe 309.  
 Stansselectie (aardappel) 78vv., 105–109.  
 STAPF, 316, 329.  
 STARKEY 347, 381.  
 State of Maine (aardappel) 23.  
 STEENSTRUP 471, 485.  
 STEIGER 356, 381.  
 STENZEL 480, 485.  
*Stizolobium* 133f.  
 STOCK 285.  
 STOMPS 318, 329.  
 STRAAT 558.  
 STREBEL 356, 381.  
 STUART 8, 12, 31, 90, 121.  
 STURTEVANT 546.  
 Suetonius (aardappel) 22.  
 Sugar cane 497 ff.  
 SUTTON 20, 21, 27, 28, 30.  
 Sutton's Best of all (aardappel) 22.  
 Syngameon-Begriff 204–209.  
*Syringa chinensis* 522.  
 v. SZILY 367.  
 TAECKHOLM 329.  
 TAMANNSCHEFF 338.  
 TERRIEN 347, 382.  
 THOMAS, Mrs. LLEWELLYN, 221sq.  
 TISCHLER 121, 329, 521, 522, 524.  
 TREACHER COLLINS 557  
*Triticum*, reductiedeeling 289–336, 298–301, Serologische verwantschap 306v., Sexueele verwantschap 307v., verwantschap 305vv.  
*Triticum aegilopoides* 307, 310, 311vv., aeg. *boeoticum* 311, aeg. *Thaoudar* 311, *aegilopoides* × *monococcum* 312, *amyleum* 305, *aestivum*, 292v.  
*capitatum* 309, *compactum* 291 vv., 306vv., comp.  
 Host. var. *Splendens* 289, 296, 302, comp. *creticum* 296, 302, comp. *Humboldtii* 293.  
*T. dicoccoides* 291, 304, 312, 314, 316, id. *Aaronsohnii* 296, 302, 304,  
*T. dicoccum* 291vv., 302, 305, 306vv., *dicoccum farrum* × *aegilopoides Larionowi* 312, *dicoccum rufum* 295, 301, *durum* 291vv., 302, 304, 306vv., 315., id. *hordeiforme* 292, id. *leucurum* 295, 301.  
*T. monococcum* 291vv., 305, 314, id. × *vulgare* 308, id. *flavescens* 295, 301, 311, id. *Hornemani* 292.  
*T. polonicum* 291vv., 302, 304, id. *levissimum* 295, 301, id. *villosum* 292.  
*T. sativum* 292, 310, *Spelta* 291, vv., 306vv., 316, 318, id. *Duhamelianum* 296, 302.  
*T. turgidum* 291vv., 305, 306vv 315, id. *megalopolitanum* 295, 301, id. *pseudocervinum* 292.  
*T. vulgare* 289, vv., 292v., 304, 305vv., id. × *compactum* 309, id. *albidum* 295, 302, id. *alborubrum* 295, 302, id. *erythrospermum* 295, 301, id. *ferrugineum* 295, 301, id. *lutescens* 292, 295, 301, id. *milturum* 295, 301.  
 Triumph (aardappel) 31.  
 Trunksucht 391–400.  
 v. TSCHERMAK 307, 312, 329.  
 UILKENS 7, 121.  
 Up to date (aardappel) 20.  
 USHER 362, 382, 559.  
 VANDERBILT WÜRDEMAN 556.  
 VAQUEZ, ziekte van, 554.  
 Variabiliteit, totale potentieele, 411vv., 425, automatische reductie 422v.  
 Vater Rhein (aardappel) 51.  
 VAUPELL 471, 485.  
 VAVILOV 308v., 312, 317, 329.  
 VEENHUYZEN 12, 33, 43, 48, 89, 121.  
 VERHOEVEN 23, 121.  
 VERNE 17, 119.  
 Verrucae 340.  
*Verticillium alboatrum* 16.  
 Verouderingstheorie 1v., 109vv.  
 Vicar of Laleham (aardappel) 20.  
*Vicia faba* 521.  
 VILMORIN, J. DE, 313, 329, VILMORIN, M. H. DE, 305, 317, 329.  
 VILMORIN, PH. DE 329.  
 VILMORIN, DE 408, 424, 463.  
 Violette rouge (aardappel) 19.  
 VOECHTING 55, 121.  
 VOGT 382, 559v.  
 VORDERMAN 257.  
 VOSSIUS 488, 561.  
 VRIES, H. DE, 55, 121, 125, 210, 318, 401, 405, 412v., 415, 418, 463.  
 VRIES, K. L. DE, 23, 121.  
 VUKOTINOVIĆ 465, 475, 484, WAARDENBURG 285–288, 337–382, 487–492, 554–561.  
 WAGNER 424, 463.  
 WAHLENBERG 465.  
 WAHLROTH 149.  
 WAKKER 498.  
 WEBER 470, 485f.  
 Weddingen (aardappel) 92.  
 WEILDER 561.  
 WEISMANN 5, 121, 388.  
 Weisser Kolben Weizen 291.  
 Weisse Riesen (aardappel) 51.  
 WENZIG 486.  
 WESSELY 356, 369, 382.  
 WETTSTEIN 210.  
 White Pearl (aardappel) 22.  
 WILBRAND 487, 492.  
 WILHELM 484.  
 Wilhelmina-tarwe 295, 302.  
 Wilhelm Korn (aardappel) 47.  
 WILLIAMS 347, 382.  
 WILLKOMM 473, 486.  
 WINGE 319, 329.  
 WINKLER, 320, 329.  
 Winterrust (rupsen) 383vv.  
 WITTMACK 486.  
 Wohltmann, vide: Professor Wohltmann.  
 Wolfrum 371, 382.  
 WOLLENWEBER 23, 28, 98, 121.  
 WOOD 396.  
 WORDSWORTH 347, 382.  
 WORTH 347, 382.  
 Worthington Smith (aardappel) 20.  
 Wright, Lewis, 221.  
 YANE 371, 382.  
 Yorkshire Hero (aardappel) 20.  
 YOUNG 121.  
 ZADE 306v., 309, 317, 329.  
 Zeeuwsche Blauwe (aardappel) 23, 47, 50.  
 Zeeuwsche Bonte (aardappel) 50.



## WIJZE VAN UITGAVE

**GENETICA** verschijnt in twee-maandelijksche afleveringen, waarvan 6 een deel vormen tot een omvang van 36 vel druks.

Verhandelingen, samenvattende overzichten, kritische besprekingen van nieuwe literatuur, boeken en overdrukken ter bespreking, betrekking hebbende op onderwerpen uit de erfelijkheids- en afstammingsleer zoowel als op verwante takken van wetenschap, worden gaarne ingewacht door den secretaris der Redactie, **Dr. H. N. Kooiman, Haydnlaan 1 B, Bilthoven (Utr.)**. Voor alle zaken, de uitgave betreffende, wende men zich tot de firma **MARTINUS NIJHOFF** te 's-Gravenhage.

Voor oorspronkelijke Verhandelingen is in den regel 3 vel druks beschikbaar, voor overzichten 1 à 2 vel en voor besprekingen, behalve van groote werken, 1 bladzijde. Het honorarium bedraagt / 20.— per vel druks, waarbij tekstfiguren en tabellen als tekst berekend worden. Meer dan 10 overdrukken worden tegen den kostenden prijs in rekening gebracht.

Alle bijdragen in **GENETICA** worden in de Nederlandsche, Duitsche, Engelsche of Fransche taal geschreven; aan oorspronkelijke Nederlandsche Verhandelingen moet door den schrijver een kort uittreksel in een andere taal toegevoegd worden.

Van Verhandelingen wordt steeds een proef en revisie, van overzichten en besprekingen slechts op uitdrukkelijk verlangen revisie gezonden. Men wordt verzocht de proef of revisie, welke afgedrukt kan worden, onmiddellijk te doen toekomen aan de Redactie.

Ter vermijding van onnoodige correctie-kosten wordt men verzocht bijdragen persklaar, in duidelijk leesbaar, zoo mogelijk schrijfmachine-schrift, in te zenden op aan één zijde beschreven papier.

*Willams*

**MARTINUS NIJHOFF**

BOEKHANDEL — 'S-GRAVENHAGE

VOORHANDEN:

**The Birds  
of the British isles  
and their eggs**

by

**T. A. Coward**

1920. 2 vols with 455 coloured illustrations by A. THORNBURN and others and 134 Photographs by R. KEARTON, Miss E. L. TURNER and others.

Prijs in linnen — f 16.25

**NAAMLOOZE VENNOOTSCHAP**

**VAN DE GARDE & CO'S**

**DRUKKERIJ**

**ZALT-BOMMEL**

HOOFDWERK:

HET GEREEDMAKEN VAN  
WETENSCHAPPELIJKE  
WERKEN IN VERSCHIL-  
LENDE TALEN.



DE MEEST UITGEBREIDE,  
OOK TABELLARISCHE  
WERKEN, GEVEN WIJ  
IN HUN GEHEEL IN  
PROEF

MARTINUS NIJHOFF - BOEKHANDEL - 'S-GRAVENHAGE

VOORHANDEN:

**CARL. CORRENS**

**Gesammelte Abhandlungen zur Vererbungs-  
wissenschaft aus periodischen Schriften 1899-1924**

Mit 128 Textfiguren, 4 Tafeln und einem Bildnis nach einer Radierung von Hans Meid.

Zum 60. Geburtstag von Geheimrat Professor Dr. Phil. et med. C. E. CORRENS herausgegeben von der Deutschen Gesellschaft für Vererbungswissenschaft 1924. IX en 1299 blz. 8vo

Prijs ..... fl. 62.40.

**H. VAN RIJMENAM = 'S-GRAVENHAGE**

TEL. H: 2157

**Speciaal adres voor LUXE BINDWERK**











442.8

G383

NOV 21 192

APR 22 192

MAY 20 192

SEP 9 192

APR 2 192

APR 1 192

AUG 13 193

AUG 13 193

